N° D'ORDRE :

THÈSES

présentées

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M. Pierre VESCOVI

Maître-Assistant à la Faculté des Sciences de Paris

Première Thèse

RECHERCHES MORPHOLOGIQUES ET ONTOGÉNIQUES SUR TROIS PAPILIONACÉES : *LATHYRUS APHACA* L., *SPARTIUM JUNCEUM* L. ET *SAROTHAMNUS SCOPARIUS* KOCH.

Deuxième Thèse

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Soutenues le 28 Juin 1968 devant la Commission d'Examen

MM. L. PLANTEFOL	*Président*
A. EICHHORN	*Examinateurs*
H. CAMEFORT	*Examinateurs*

REVUE DE CYTOLOGIE
ET DE BIOLOGIE VÉGÉTALES
Laboratoire de Botanique de la Sorbonne
12, rue Cuvier
PARIS-V^e^

N° D'ORDRE :

THÈSES

présentées

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M. Pierre VESCOVI

Maitre-Assistant à la Faculté des Sciences de Paris

Première Thèse

RECHERCHES MORPHOLOGIQUES ET ONTOGÉNIQUES SUR TROIS PAPILIONACÉES : *LATHYRUS APHACA* L., *SPARTIUM JUNCEUM* L. ET *SAROTHAMNUS SCOPARIUS* KOCH.

Deuxième Thèse

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Soutenues le 28 Juin **1968 devant la Commission d'Examen**

MM. L. PLANTEFOL	*Président*
A. EICHHORN	*Examinateurs*
H. CAMEFORT	*Examinateurs*

REVUE DE CYTOLOGIE
ET DE BIOLOGIE VÉGÉTALES
Laboratoire de Botanique de la Sorbonne
12, rue Cuvier
PARIS-V^e^

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Rev. Cytol. et Biol. vég., 1968, **31**, 1-150.

Recherches morphologiques et ontogéniques sur trois Papilionacées : *Lathyrus aphaca* L., *Spartium junceum* L. et *Sarothamnus scoparius* Koch.

par

P. VESCOVI

Laboratoire de Botanique de la Sorbonne,
1, rue Victor-Cousin, Paris V^e^.

SOMMAIRE

INTRODUCTION 7

PREMIÈRE PARTIE : **Lathyrus aphaca** L.

1 — Phyllotaxie 9
2 — Fonctionnement du méristème apical durant la phase végétative . 13
3 — Ontogenèse des bourgeons axillaires végétatifs 21
4 — Fonctionnement du méristème apical durant la phase florale . . 22
A — *Initiation des premières fleurs* 22
B — *Initiation florale chez des rameaux ayant déjà produit plusieurs fleurs* 28
C — *La phase de transition* 29
5 — Comparaison de l'ontogenèse axillaire au cours des phases végétative, de transition et reproductrice 31
6 — Evolution des derniers bourgeons axillaires végétatifs formés avant la phase de transition 36
7 — Ontogénie de la fleur 39
Conclusion 41

DEUXIÈME PARTIE : **Spartium junceum** L.

1 — Phyllotaxie 45
2 — Fonctionnement du méristème apical durant la phase végétative . 49
3 — Ontogenèse des bourgeons axillaires végétatifs 51
A — *Ontogenèse d'un bourgeon axillaire simple ou du premier bourgeon d'un groupe de bourgeons axillaires multiples* . . 51
B — *Ontogenèse des bourgeons axillaires multiples* 56
4 — Fonctionnement du méristème apical de l'inflorescence en grappe terminale 61
A — *Initiation de la bractée* 64

B — *Initiation des fleurs à l'aisselle des bractées* 69
C — *La phase de transition* 73
5 — Comparaison avec le *Lathyrus aphaca* L. 77
6 — La notion de « plastochrone vrai » ou « plastochrone d'hélice foliaire » 80
7 — Ontogénie de la fleur 84
8 — Terminaison de la grappe 85
Conclusion 87

TROISIÈME PARTIE : **Sarothamnus scoparius** Koch.
1 — Phyllotaxie 90
2 — Fonctionnement du méristème apical 96
3 — Ontogenèse des bourgeons axillaires végétatifs 99
4 — Ontogenèse des bourgeons axillaires reproducteurs 106
5 — Ontogénie de la fleur 109
6 — La phase de transition au cours de l'ontogenèse de la fleur . . . 112
7 — Ontogenèse du bourgeon axillaire de remplacement 117
Conclusion 120

Considérations générales et conclusions :
1 — L'initiation axillaire végétative ou florale, et ses rapports avec la présence ou l'absence d'une « zone en écaille » 123
2 — Le développement de bourgeons multiples à l'aisselle d'une même feuille 127
3 — L'inflorescence en grappe simple ; comparaison avec les « monopodes florifères » 131

BIBLIOGRAPHIE 135

EXPLICATION DES PLANCHES 140

*
* *

Résumé. — Ce Mémoire porte sur l'étude comparée de l'ontogenèse et de l'organogenèse végétative et florale chez trois Papilionacées : *Lathyrus aphaca* L., *Spartium junceum* L. et *Sarothamnus scoparius* Koch.

Le *Lathyrus aphaca* L. est un *monopode florifère*. Ses feuilles, réduites à des pointes foliaires ou à des vrilles, possèdent de grandes stipules foliacées et sont réparties suivant deux hélices foliaires redressées en orthostiques. L'apparition de fleurs à l'aisselle des feuilles de la portion terminale reproductrice des rameaux ne perturbe en rien la phyllotaxie de ces derniers. Le fonctionnement de l'*anneau initial* reste foncièrement identique lorsque la plante passe de l'état végétatif à l'état reproducteur. Seule une différence de précocité et de rapidité entre l'ontogenèse des primordiums végétatifs et celle des primordiums floraux est perceptible et permet de distinguer les phases végétative et florale. Une rapidité moindre dans le développement des premiers primordiums floraux nous a amené à discerner une *phase de transition* lors du passage de la plante à la phase reproductrice.

Une *zone en écaille* est présente lors de l'initiation de la fleur, qui est très précoce à l'aisselle de sa feuille axillante encore à l'état de tout jeune primordium.

Le *Spartium junceum* L. est un arbuste dont presque tous les rameaux se terminent par une inflorescence en grappe indéfinie ou définie. Les feuilles sont alternes d'emblée chez les tiges principales issues de germination, mais d'abord opposées-décussées chez les rameaux axillaires. Dans les deux cas, les feuilles sont distribuées le long de la tige suivant deux hélices foliaires. Par contre trois hélices bractéales sont présentes dans la grappe, un nouveau centre générateur de feuilles apparaissant au moment du passage à la phase reproductrice.

Des bourgeons axillaires multiples se développent à l'aisselle d'une même feuille. Leur ontogenèse a été étudiée.

L'organogenèse de la grappe *continue* l'organisation du rameau feuillé et, tout comme chez le *Lathyrus aphaca* L., le fonctionnement du méristème apical reste identique lors du passage de l'état végétatif à l'état reproducteur. Seule l'initiation des méristèmes axillaires est plus précoce au cours de la phase reproductrice que lors de la phase végétative, et leur organisation plus rapide. Une *phase de transition* a été retrouvée au moment du passage à la phase reproductrice.

Il n'y a pas de différences fondamentales entre le fonctionnement des méristèmes apicaux du *Spartium junceum* L. et du *Lathyrus aphaca* L. tout au long de leur développement végétatif ou reproducteur.

Une *zone en écaille* a été observée lorsqu'une initiation axillaire suit de très près l'initiation de l'organe axillant : au moment de l'initiation florale à l'aisselle d'une bractée et lors de l'initiation gemmaire à l'aisselle des feuilles opposées-décussées des rameaux axillaires.

Comme chez le *Lathyrus* la présence d'une *zone en écaille* dépend de la proximité du futur initium axillaire avec le secteur de l'anneau initial en restauration situé au-dessus de lui.

Le *Sarothamnus scoparius* Koch. est un arbuste dont tous les rameaux ont leurs feuilles disposées suivant trois hélices foliaires, mais on observe toujours un passage précoce de deux à trois hélices. L'apparition de la troisième hélice est brusque.

Les fleurs, qui semblent axillaires, sont, en réalité, terminales de certains rameaux secondaires reproducteurs *réduits*. L'ontogenèse de ces rameaux montre toujours un passage de l'état végétatif à l'état floral par l'intermédiaire d'une *phase de transition*. A l'aisselle de la dernière écaille de ces rameaux reproducteurs on observe le développement d'un *rameau végétatif axillaire de remplacement*.

L'initiation du bourgeon axillaire, tant végétatif que reproducteur, qui est très précoce, s'accompagne toujours de la présence d'une *zone en écaille*.

La discussion des résultats obtenus au cours de ces recherches nous a amené à envisager trois problèmes principaux :

1) Les rapports de l'initiation axillaire végétative ou florale avec la présence ou l'absence d'une *zone en écaille* et la définition de cette dernière. La *schalenartigen Zellen Zone* de SCHMIDT représenterait l'association de la *zone en écaille*, qui participerait à l'allongement de l'entre-nœud, et de la *shell-zone* de REEVE qui jouerait le rôle de soubassement gemmaire.

2) Le développement de bourgeons multiples à l'aisselle d'une même feuille. Les bourgeons surnuméraires peuvent être répartis en deux catégories, quant à leur origine. Seule l'étude de leur ontogenèse peut permettre cette répartition. Certains dérivent du méristème gemmaire qui a donné naissance au bourgeon axillaire normal (c'est le cas chez le *Spartium*) : tout se passe comme s'il y avait *multiplication végétative* de ce méristème. D'autres sont des *néoformations* qui s'initient superficiellement, à partir de cellules déjà différenciées comme les bourgeons adventifs.

3) La comparaison de l'inflorescence en grappe simple avec le monopode florifère nous a montré qu'il n'y a pas de différences essentielles entre ce dernier et la grappe simple à fonctionnement plastochronique qu'elle soit définie ou indéfinie. Cette sorte de grappe serait intermédiaire entre, d'une part, le monopode,

qui reste en réalité végétatif, et, d'autre part, les inflorescences dont les méristèmes apicaux ont transformé leur fonctionnement en devenant inflorescentiel, de façon à permettre des initiations rapides, presque simultanées.

*
* *

Summary. — This paper deals with a comparative study of the vegetative and floral ontogeny and organogeny of the three members of the Papilionaceae : *Lathyrus aphaca* L., *Spartium junceum* L. and *Sarothamnus scoparius* Koch.

Lathyrus aphaca L. is a *flower-bearing monopodial* plant. Its leaves which are reduced to foliar points or to tendrils and have large leafy stipules are orthostichous and arranged in two « *hélices foliaires* ». The appearance of flowers in the axils of the leaves of the reproductory terminal part of the stem in no way upsets the phyllotaxy of the latter. The functioning of the *anneau initial* remains fundamentally the same when the plant passes from the vegetative to the reproductive state. The only perceptible difference between the ontogeny of the vegetative and floral primordia is that of earliness and rapidity, a fact that enables the vegetative and floral phases to be distinguished. A slowing down of the development of the first floral primordia enabled us to distinguish a *transition phase* as the plant moved into the reproductive phase.

A « *zone en écaille* » appears at the time of the initiation of the flower which occurs very early in the axil of its axillant leaf, the latter being still at the stage of a very young primordium.

Spartium junceum L. is a shrub almost all the branches of which end with a definite or indefinite racemic inflorescence. The leaves on the main stems produced at germination are alternate to begin with, whereas they commence opposite-decussate on the axillary stems. In both cases the leaves are arranged along the stem in two « *hélices foliaires* ». On the other hand, the raceme presents three spirals of bracts, a new leaf-producing centre appearing at the moment of entering the reproductory phase.

Multiple axillary buds develop in the axil of the same leaf and their ontogeny has been studied.

The organogeny of the raceme *continues* the organization of the leafy stem and, as in *Lathyrus aphaca* L., the functioning of the apical meristem remains the same during the passage from the vegetative to the reproductive state. Only the initiation of the axillary meristems is earlier during the reproductive than in the vegetative phase and their organization more rapid. A *transition phase* was also noted here during the passage into the reproductive phase.

There is no fundamental difference between the functioning of the apical meristems of *Spartium junceum* L. and *Lathyrus aphaca* L. throughout their vegetative and reproductive development.

A « *zone en écaille* » was observed to arise when axillary initiation followed closely upon the initiation of the axillant organ : at the moment of floral initiation in the axil of a bract and during bud initiation in the axils of the opposite-decussate leaves of the axillary stems.

As with *Lathyrus*, the presence of the « *zone en écaille* » depends upon the closeness of the future axillary initial to the renewing sector of the initial ring situated above it.

Sarothamnus scoparius Koch. is a shrub having the leaves of all its stems arranged in three « *hélices foliaires* », but an early passage from two to three « *hélices* » is always seen, the appearance of the third spiral being sudden.

Flowers which seem to be axillary are in reality, on certain *reduced* secondary reproductive stems, terminal. There is always an intermediary *transition phase* between the vegetative and floral states in the ontogeny of these stems. An « *axillary vegetative replacement stem* » is seen to develop in the axil of the last scale on these reproductive stems.

The initiation of both the vegetative and reproductive axillary buds is very early and always accompanied by a « *zone en écaille* ».

A discussion of the results obtained from this research has led us to envisage three main problems :

1) The connection between axillary vegetative and floral initiation and the presence or absence of a « *zone en écaille* », and the definition of the latter. The « *schalenartigen Zellen Zone* » of SCHMIDT could represent the association of the « *zone en écaille* » which might participate in the lengthening of the internode with the *shell-zone* of REEVE which could play the role of bud substructure.

2) The development of multiple buds in the axil of the same leaf. The supernumerary buds could be divided into two categories according to their origin, but only a study of their ontogeny will enable this to be done. Some are derived from gemmate meristem which has producted a normal axillary bud (as in *Spartium*) : the whole procedure operates as though there was a *vegetative multiplication* of this meristem. Others are *neoformations* superficially initiated from cells already differentiated as adventitious buds.

3) A comparison between the simple racemic inflorescence and the flower-bearing monopodium has shown that there is no essential difference between the latter and the simple plastochrone-functioning definite or indefinite raceme. This type of raceme would be intermediary between the monopodium which really remains vegetative and those inflorescences the apical meristems of which have changed their functioning, in becoming inflorescence-bearing, in such a way as to permit rapid, almost simultaneous initiations.

*
* *

Zusammenfassung. — Gegenstand dieser Arbeit ist eine vergleichende Untersuchung über die Ontogenese und die vegetativ — florale Organbildung bei drei Papilionazeen : *Lathyrus aphaca* L., *Spartium junceum* L. und *Sarothamnus scoparius* Koch.

Lathyrus aphaca L. ist eine « *monopodiale Blütenpflanze* ». Ihre auf Blattspitzen oder Blattranken reduzierten Blätter haben grosse laubartige Nebenblätter und sind nach zwei « *hélices foliaires* » verteilt, die sich Orthostichen einordnen. Die Blütenbildung an der Achsel der Blätter des reproduktiven Endteils der Sprossen stört in keiner Weise die Phyllotaxis der letzteren. Die Tätigkeit des « *anneau initial* » bleibt sich vollkommen gleich, wenn die Pflanze aus dem vegetativen Zustand in den reproduktiven Zustand übertritt. Nur ein Unterschied in der Reifung und in der Wachstumsgeschwindigkeit zwischen der Ontogenese der vegetativen Primordien und derjenigen der floralen Primordien ist wahrnehmbar und gestattet eine Unterscheidung zwischen der vegetativen und der floralen Phase. Eine Verlangsamung der Wachstumsgeschwindigkeit in der Entwicklung der ersten floralen Primordien hat uns dazu geführt, eine « *phase de transition* » zu unterscheiden, wenn die Pflanze in die reproduktive Phase übertritt.

Bei der sehr frühzeitigen Blütenanlage an der Achsel des jeweiligen Tragblattes, das sich noch im Zustand eines ganz jungen Primordiums befindet, stellt man eine « *zone en écaille* » fest.

Spartium junceum L. ist ein Strauch dessen Zweige fast alle in einem Blütenstand von offenen oder geschlossenen Trauben enden. Die Stellung der Blätter ist bei den aus der Keimung entsprungenen Hauptachsen von vorneherein wechselständig, jedoch zuerst gekreuzt gegenständig bei den Seitenachsen. In beiden Fällen liegen die Blätter der jeweiligen Achse an zwei « *hélices foliaires* ». Dagegen findet man drei Hochblattschraubenlinien in der Traube, wobei ein neues Blattanlagenzentrum beim Uebergang zur reproduktiven Phase in Erscheinung tritt.

Vielfache Achselknospen entwickeln sich an der Achsel ein und desselben Blattes. Ihre Ontogenese wurde untersucht.

Die Organbildung der Traube « *setzt* » den Aufbau des beblätterten Zweiges « *fort* », und genau wie bei *Lathyrus aphaca* L. bleibt sich die Tätigkeit des Urmeristems gleich beim Uebergang vom vegetativen Zustand in den reproduktiven Zustand. Allein die Ausbildung der Achselmeristeme setzt im Verlaufe der reproduktiven Phase früher eins als in der vegetativen Phase, und ihr Aufbau geht schneller vor sich. Eine « *phase de transition* » ist wiederum festgestellt worden beim Uebertritt in die reproduktive Phase.

Es zeigen sich keine grundlegenden Unterschiede zwischen der Tätigkeit der Urmeristeme des *Spartium junceum* L. und des *Lathyrus aphaca* L. im Verlaufe ihrer vegetativen oder reproduktiven Entwicklung.

Eine « *zone en écaille* » wurde beobachtet, wenn eine Achselanlage unmittelbar der Anlage des achselständigen Organs folgt : im Augenblick der Blütenanlage an der Achsel eines Deckblattes und bei der Knospenanlage an der Achsel der gekreuzt gegenständigen Blätter der Seitenzweige.

Wie bei *Lathyrus* ist das Vorhandensein einer « *zone en écaille* » abhängig von der Nähe der zukünftigen Achselanlage zu der sich verjüngenden Flankenmeristemzone, die sich oberhalb derselben befindet.

Sarothamnus scoparius Koch. ist ein Strauch dessen Blätter an allen Zweigen nach drei « *hélices foliaires* » geordnet liegen, jedoch beobachtet man immer einen frühzeitigen Uebergang von zwei bis drei Schraubenlinien. Das Erscheinen der dritten Schraubenlinie geht plötzlich vor sich.

Die achselständig scheinenden Blüten sind in Wirklichkeit Endblüten einiger sekundären, reproduktiven und *reduzierten* Zweige. Die Ontogenese dieser Zweige zeigt, dass der Uebertritt vom vegetativen Zustand in den floralen Zustand immer über eine « *phase de transition* » erfolgt. An der Achsel der letzten Schuppe dieser reproduktiven Zweige beobachtet man die Heranbildung eines « *vegetativen, achselständigen Ersatzzweiges* ».

Die sehr frühzeitige Anlage der Achselknospe, sei sie vegetativ oder reproduktiv, geschieht nie ohne das Vorhandensein einer « *zone en écaille* ».

Die Auswertung der im Verlaufe dieser Untersuchungen erzielten Ergebnisse hat uns zu drei grundlegenden Problemstellungen geführt :

1) Die Beziehungen der vegetativen oder floralen Achselanlage mit dem Vorhandensein oder Nichtvorhandensein einer « *zone en écaille* » und die Definition dieser letzteren. Die « *schalenartigen Zellen Zone* » bei Schmidt würde die Verbindung der « *zone en écaille* », die an der Verlängerung der Knotenweite teilnähme, mit der « *shell-zone* » bei Reeve darstellen, die die Funktion eines Knospenstandsockels übernähme.

2) Die Entwicklung vielfacher Knospen an der Achsel eines Blattes. Die überzähligen Achselknospen kann man, was ihre Herkunft anlangt, in zwei Kategorien einteilen. Allein die Untersuchung ihrer Ontogenese dürfte diese Einteilung ermöglichen. Einige haben ihren Ursprung im Knospenmeristem durch dessen Tätigkeit die Normalachselknospe gebildet worden ist (dies ist der Fall beim *Spartium*) : es ist so, als ob der ganze Vorgang eine « *vegetative Vermehrung* » dieses Meristems wäre. Andere sind oberflächliche *Neubildungen* aus schon differenzierten Zellen wie die Adventivknospen.

3) Der Vergleich des aus einer einfachen Traube bestehenden Blütenstandes mit der monopodialen Blütenpflanze hat uns gezeigt, dass keine wesentlichen Unterschiede bestehen zwischen der monopodialen Blütenpflanze und der plastochronisch tätigen, einfachen Traube, sei sie geschlossen oder offen. Diese Traubenart würde ein Zwischenstadium darstellen zwischen dem Monopodium einerseits, das in Wirklichkeit in einem vegetativen Zustand verharrt und andererseits den Blütenständen deren Urmeristeme ihre Tätigkeit geändert haben und dabei blütenständig geworden sind, dergestalt, dass Anlagen und Ausbildungen schnell oder fast gleichzeitig vor sich gehen.

INTRODUCTION

Les recherches, dont nous exposons les principaux résultats, ont porté sur l'étude, des points de vue morphologique, phyllotaxique et ontogénique, de trois Papilionacées : *Lathyrus aphaca* L., *Spartium junceum* L. et *Sarothamnus scoparius* Koch.

Nous nous attacherons plus spécialement, ici, à étudier chez les trois plantes envisagées : d'une part, le fonctionnement des méristèmes apicaux de la tige et des rameaux axillaires durant la phase végétative, puis au cours du passage à la phase reproductrice, et enfin durant cette dernière phase ; d'autre part, l'ontogenèse axillaire végétative ou florale.

De ces trois plantes, une est herbacée, le *Lathyrus aphaca* L., alors que les deux autres sont arbustives. Mais leur point commun est de présenter, lorsqu'elles sont fleuries, leurs fleurs groupées dans la partie supérieure des rameaux reproducteurs, donnant à ces derniers un aspect externe de grappe simple indéfinie sans fleur terminale. Cependant, en regardant avec plus d'attention, on s'aperçoit que si le *Spartium junceum* L. (Pl. I) possède bien des rameaux reproducteurs se terminant en une grappe simple véritable, le plus souvent indéfinie, avec fleurs à l'aisselle de bractées, le *Sarothamnus scoparius* Koch. (Pl. II), lui, semblerait plutôt devoir être qualifié de plante à fleurs groupées en grappes feuillées (24) les fleurs naissant à l'aisselle des feuilles, alors que les rameaux reproducteurs du *Lathyrus aphaca* L. (Pl. IV) apparaissent, eux, comme étant des *monopodes florifères.*

A un même aspect morphologique externe, voisin de la grappe, doivent donc correspondre, chez ces trois végétaux, différents types d'organisation des rameaux reproducteurs. Seule l'étude, à la fois de l'ontogenèse de ces rameaux reproducteurs, et de l'ontogenèse florale (appuyée sur les résultats des observations morphologiques et phyllotaxiques qui ne seront pas présentées en détail ici), pourra nous permettre de comparer utilement ces trois plantes entre elles et à d'autres plantes à inflorescence en grappe terminale, étudiées précédemment par les auteurs français et étrangers.

Nous pourrons ainsi essayer de préciser la valeur de la notion de grappe.

Ce sera là le premier problème que nous serons amené à envisager. Mais ce ne sera pas le seul, car, lors de l'étude de l'initiation des formations axillaires (bourgeons végétatifs ou fleurs), nous nous trouverons confronté avec les problèmes posés par la présence ou l'absence de *zone en écaille.* Chez les trois plantes étudiées, nous rencontrerons divers processus, qui nous conduiront à tenter un essai d'interprétation générale de ce que les auteurs anglo-saxons désignent par le terme de *shell-zone.*

PREMIERE PARTIE

LATHYRUS APHACA L.

Le *Lathyrus aphaca* L. est une Papilionacée herbacée que l'on trouve en bordure des champs, sur les talus le long des routes, etc..., principalement sur sol calcaire assez sec.

Cette plante annuelle atteint 20 à 50 centimètres de hauteur ; ses tiges sont faibles et anguleuses. Les feuilles sont très réduites, et à part deux formations foliaires en forme d'écaille à trois dents, suivies de deux feuilles normales composées à deux folioles que l'on trouve d'abord lorsque l'on remonte le long de la tige, elles sont remplacées par des *pointes foliaires,* puis très rapidement par des *vrilles simples* (94). Par contre les stipules prennent une très grande extension foliacée et deviennent l'équivalent des feuilles dans leur fonction. Les feuilles sont en disposition alterne (Pl. III, fig. 1 et 2) (1).

Les différents types de formations foliaires axillent tous des bourgeons axillaires. Dans les conditions normales, les rameaux secondaires se développent assez tardivement à partir des bourgeons axillaires des premières formations foliaires. Sur ces rameaux, on ne trouve jamais la gamme complète des types foliaires portés par la tige principale, mais seulement des nœuds à formation réduite à une pointe foliaire pourvue de deux stipules foliacées, puis des nœuds avec une vrille et ses stipules.

La tige principale et les rameaux secondaires montrent quatre carènes très nettes, qui se continuent de la base au sommet de l'axe considéré.

Les fleurs apparaissent à l'aisselle des vrilles les plus élevées sur l'axe (principal ou secondaire), toujours au-dessus de la portion d'axe portant des formations foliaires réduites à une pointe (Pl. IV, fig. 1, 2, 3). Elles sont solitaires, jaune pâle, portées par un pédoncule plus long que les stipules. Nous sommes en présence d'un *anthoclade,* c'est-à-dire d'un rameau feuillé (les feuilles étant réduites à des vrilles) portant des fleurs latérales, ce que Maresquelle (57) appelle *monopode florifère* : il n'y a pas d'inflorescences véritables, mais les dernières vrilles formées, les plus élevées

(1) Lorsqu'il ne sera pas nécessaire de préciser davantage pour la compréhension, nous emploierons simplement le mot *feuille,* quelle que soit la formation foliaire envisagée à ce moment ; c'est ainsi qu'ici *feuille* est employé au sens large, et sous-entend aussi bien une feuille vraie à deux folioles qu'une pointe foliaire ou qu'une vrille.

sur l'axe, axillent toutes une fleur unique au lieu et place d'un bourgeon axillaire végétatif, comme c'est de règle pour les vrilles ou feuilles plus inférieures.

1 — PHYLLOTAXIE

Les différentes formations foliaires qui se succèdent le long d'une tige ou d'un rameau secondaire végétatifs de *Lathyrus aphaca* sont distribuées alternativement de part et d'autre de l'axe. Elles sont disposées suivant deux génératrices passant par les deux extrémités opposées d'un diamètre de l'axe.

Les segments foliaires correspondent ici à l'ensemble formé par les feuilles ou vrilles accompagnées de leurs deux stipules. L'angle d'insertion de l'ensemble *feuille - stipules* est de 180° et les segments foliaires occupent chacun la moitié de la circonférence de la tige ou des rameaux (Fig. 1 a).

Le segment foliaire correspondant à un ensemble *feuille - stipules* descend verticalement jusqu'à l'ensemble *feuille - stipules* immédiatement inférieur sur la même génératrice : chaque segment foliaire s'étend sur tout l'espace qui sépare deux formations foliaires insérées sur une même génératrice.

La recherche des hélices foliaires montre que le *Lathyrus aphaca* L. possède vraisemblablement *deux hélices foliaires redressées en deux orthostiques,* et comprenant chacune une formation foliaire réduite, une feuille bifoliolée, et n pointes foliaires et vrilles. L'alternance distique apparaît avec la première feuille de chaque hélice.

Le tracé de la développée de la tige dans un plan met bien en évidence ces deux orthostiques, chaque segment foliaire occupant la moitié de la surface de la tige (Fig. 1 b).

Les segments des ensembles *feuille - stipules* appartenant à l'une des orthostiques sont en contact par leurs deux bords droit et gauche avec les segments de la deuxième orthostique. Les bords des deux segments foliaires forment deux des quatre carènes, les deux autres carènes signalant, chacune, le milieu d'un segment.

L'étude des coupes transversales (Fig. 2) vient confirmer cette interprétation : le point végétatif fonctionne alternativement dans deux zones diamétralement opposées où naissent les feuilles ; il y a donc vraisemblablement deux centres générateurs opposés et à fonctionnement alternatif qui sont les extrémités des deux orthostiques.

L'arrangement phyllotaxique décrit ci-dessus reste le même dans les portions terminales reproductrices de tige ou de rameaux secondaires : le fait que la formation axillaire soit alors une fleur, et non plus un bourgeon végétatif, n'apporte aucune perturbation dans la disposition des

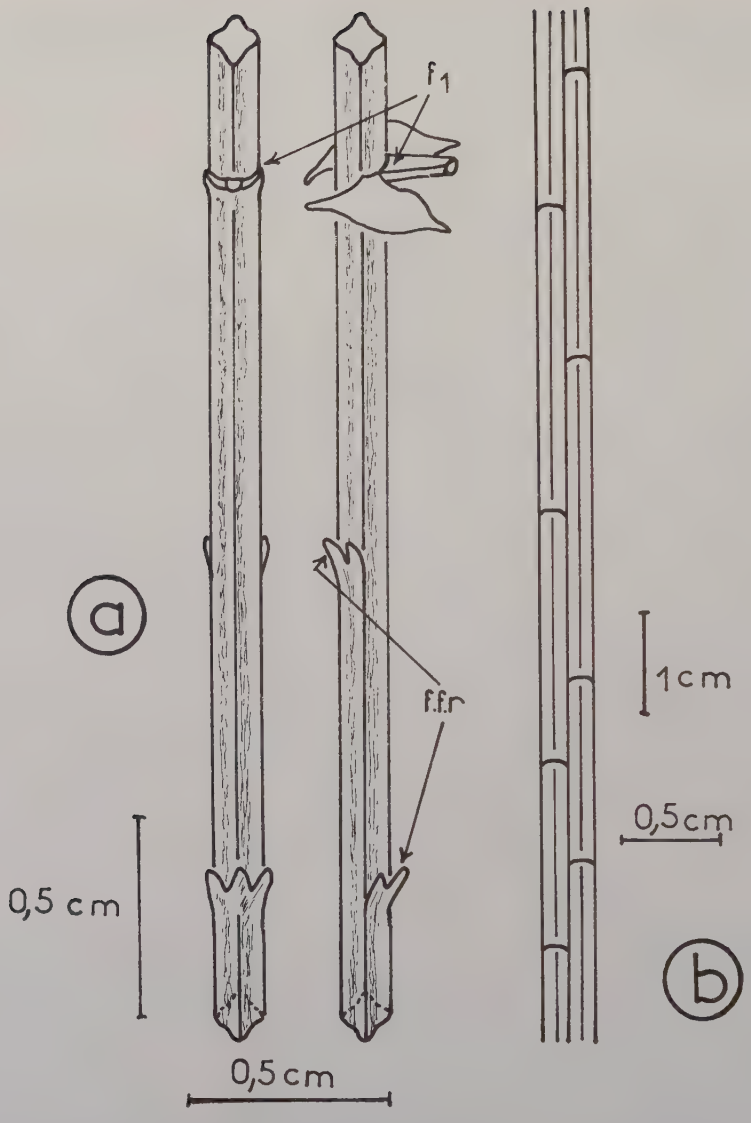


Fig. 1. — a) Représentation schématique d'une portion basale d'une tige de *Lathyrus aphaca* L. mettant en évidence les segments foliaires. Les deux faces dessinées ne sont pas opposées, mais décalées de 90°.

f. f. r : formation foliaire réduite à une écaille à trois dents ; f_1 : trace de l'insertion de la première feuille normale bifoliolée.

b) Phyllotaxie du développement de la tige dans un plan, avec représentation semi-schématique des segments foliaires. Les ensembles *feuille-stipules* sont répartis suivant deux hélices foliaires redressées en orthostiques.

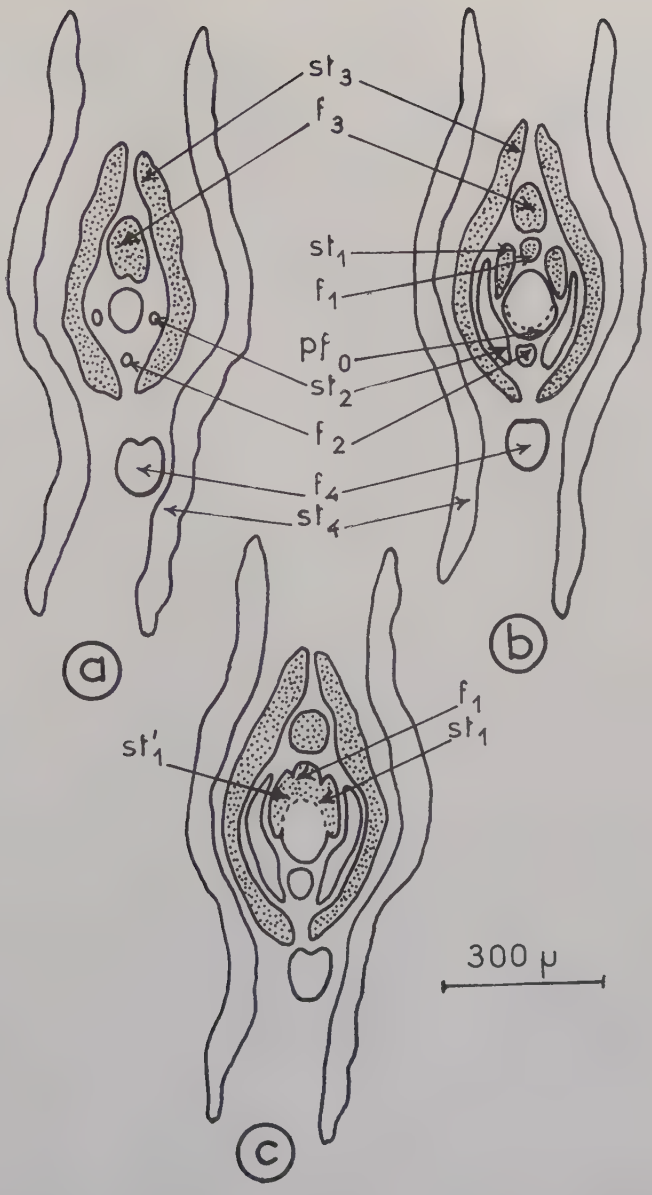


Fig. 2 : Coupes transversales dans un bourgeon terminal de *Lathyrus aphaca* L. pratiquées au voisinage du sommet, et montrant les dispositions relatives des « feuilles » et des stipules. Les ensembles *feuille-stipules* sont en disposition distique. Ceux appartenant à une orthostique sont représentés en pointillé, et ceux de l'autre orthostique en blanc.

Les coupes représentées en a, b et c ont été effectuées respectivement 10 à 15 µ, 65 µ et 80 µ sous le scalp.

En c, on remarquera que l'angle d'insertion de l'ensemble *feuille-stipules* st'_1-f_1-st_1 est de 180°. Il en est de même, en b, pour le primordium P. fo.

f : feuille, dans son sens général ; st : stipule.

feuilles sur la tige (Fig. 3), ni dans l'allongement des entre-nœuds. De même il n'y a aucune modification apparente dans la forme des feuilles. C'est là une première constatation importante.

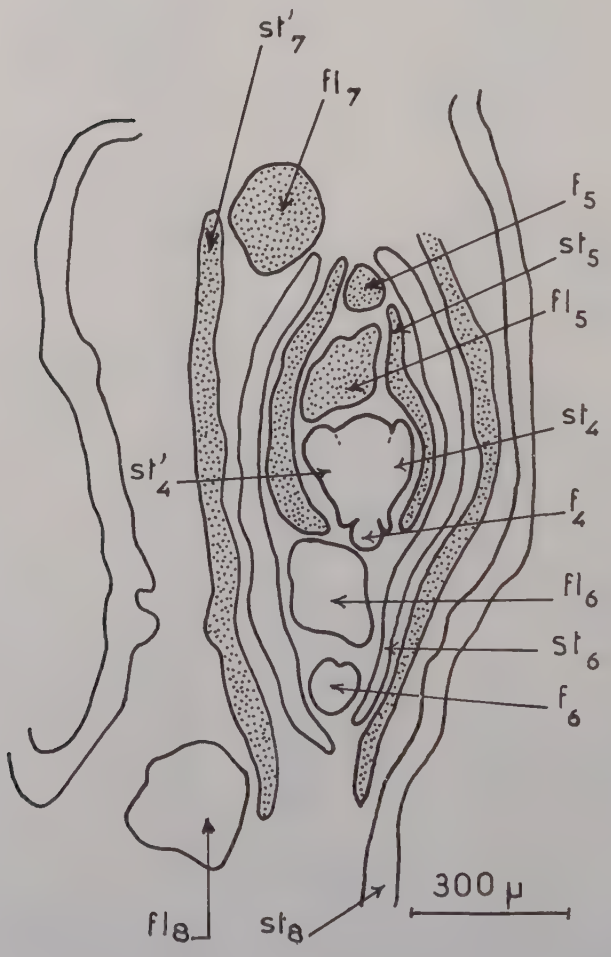


Fig. 3. — Coupe transversale dans le bourgeon terminal d'un plant ayant atteint la phase reproductrice et formé des fleurs. La disposition des ensembles *feuille-stipules* reste distique.
La coupe a été effectuée 105 µ sous le scalp.
f : feuille, dans son sens général ; st : stipule ; fl : fleur.

2 — FONCTIONNEMENT DU MERISTEME APICAL DURANT LA PHASE VEGETATIVE

(94), (95), (97), (101)

Nous décrirons brièvement le fonctionnement du méristème apical durant la phase uniquement végétative que présentent les rameaux dans les premiers temps de leur évolution, ce qui se révèle indispensable pour pouvoir interpréter correctement la phase reproductrice qui nous intéresse plus spécialement ici.

Cette étude a été faite à l'aide de coupes transversales et de coupes longitudinales (coupes longitudinales perpendiculaires au plan des stipules et coupes longitudinales dans un plan parallèle à la surface des stipules) effectuées dans le bourgeon terminal. Ces trois sortes de coupes présentent respectivement le même aspect, quel que soit le type de la formation foliaire qui se trouvait être initiée au moment de la fixation de l'échantillon.

a — Coupes transversales

Les primordiums se développent alternativement aux deux extrémités d'un diamètre du point végétatif. L'activité est localisée dans la région périphérique, et l'initium foliaire prend naissance par des divisions périclines intéressant une demi-circonférence de l'apex (Pl. V, fig. 1). Dans cette région, le point végétatif s'élargit, et très tôt le primordium grossit et forme un bombement semi-circulaire plus prononcé dans sa région médiane que vers les deux bords marginaux (Pl. V, fig. 2) : il n'y a pas de primordiums stipulaires distincts, un seul primordium se développe, sa croissance s'effectuant sur une demi-circonférence du point végétatif. C'est lorsqu'il se transforme en ébauche que ce primordium va se scinder en trois parties distinctes : une médiane qui deviendra la feuille, la pointe foliaire ou la vrille, suivant l'état de développement de la plante, et deux latérales qui seront à l'origine des deux stipules (Pl. V, fig. 3).

b — Coupes longitudinales

— Coupes longitudinales perpendiculaires au plan des stipules.

Le point végétatif est en dôme assez étroit suivant ce diamètre (70 à 80 μ). Il montre deux bourrelets latéraux qui correspondent aux deux futures stipules d'une formation foliaire encore à l'état de primordium à ce stade de développement et qui, elle, n'est pas visible suivant le plan de coupe envisagé ici (Pl. VI, fig. 1).

Si l'on se réfère aux définitions anciennes, ce point végétatif montre

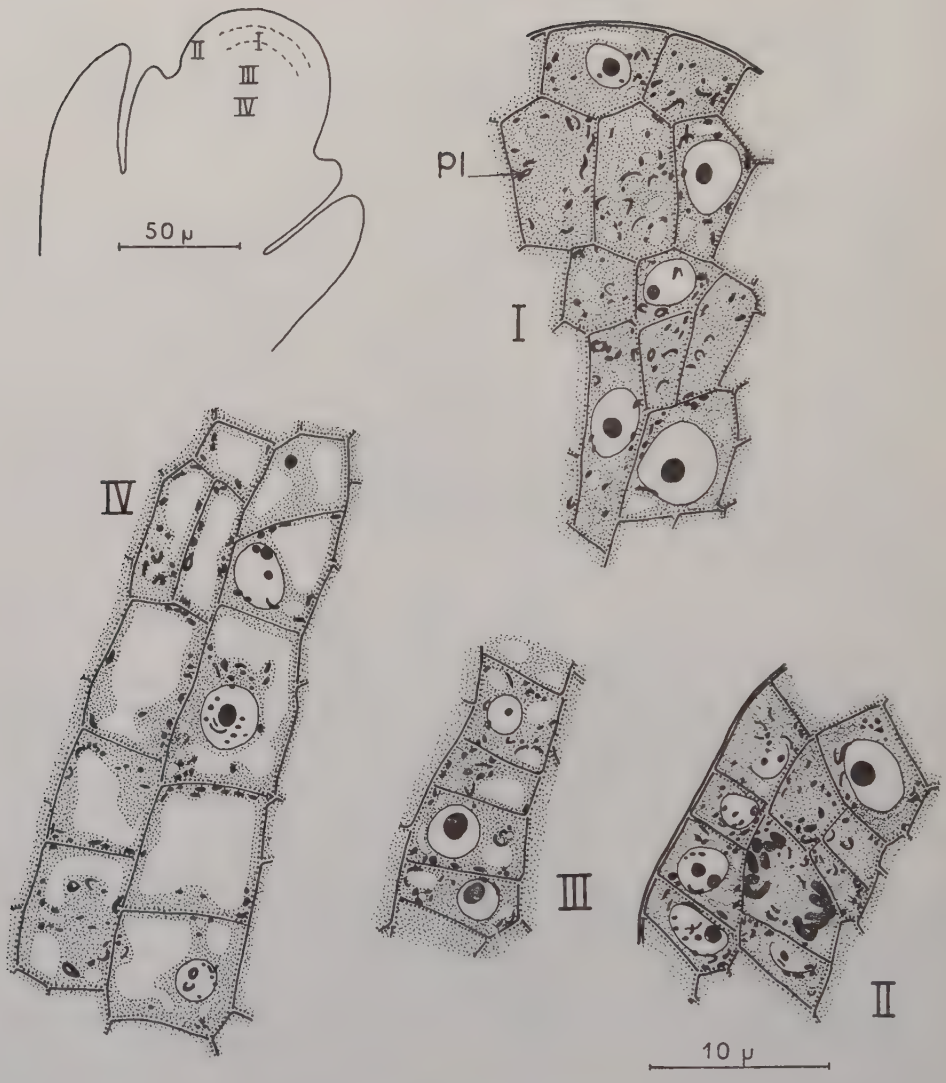


Fig. 4. — Caractères cytologiques des différents territoires du point végétatif. Coupe longitudinale perpendiculaire au plan des stipules. (Regaud-Hématoxyline).

I : Tunica bisériée et corpus (méristème d'attente peu méristématique : plastes pl, vacuoles nombreuses, nucléoles de petite taille).

II : Anneau initial (très méristématique : chondriome ponctiforme, vacuoles très petites).

III : Méristème médullaire.

IV : Moelle.

(En II, remarquer dans l'anneau initial la mitose péricline sous-épidermique annonçant une initiation foliaire).

deux assises tunicales bien individualisées recouvrant un corpus (îlot de cellules plus différenciées).

Quelques cellules bien alignées, entre la moelle et le corpus, forment le méristème médullaire.

Les zones actives ont pu être délimitées par étude cytologique (Fig. 4), chromophilie, répartition des mitoses et mise en évidence de la localisation des acides ribonucléiques grâce à l'utilisation du test de Brachet : ce sont les flancs de l'apex et les bourrelets stipulaires, ainsi qu'à un degré moindre le méristème médullaire, qui apparaissent comme les plus actifs. L'activité est donc localisée principalement dans les flancs du point végétatif ; sa zonation permet d'interpréter ce dernier (Pl. VI, fig. 1) suivant

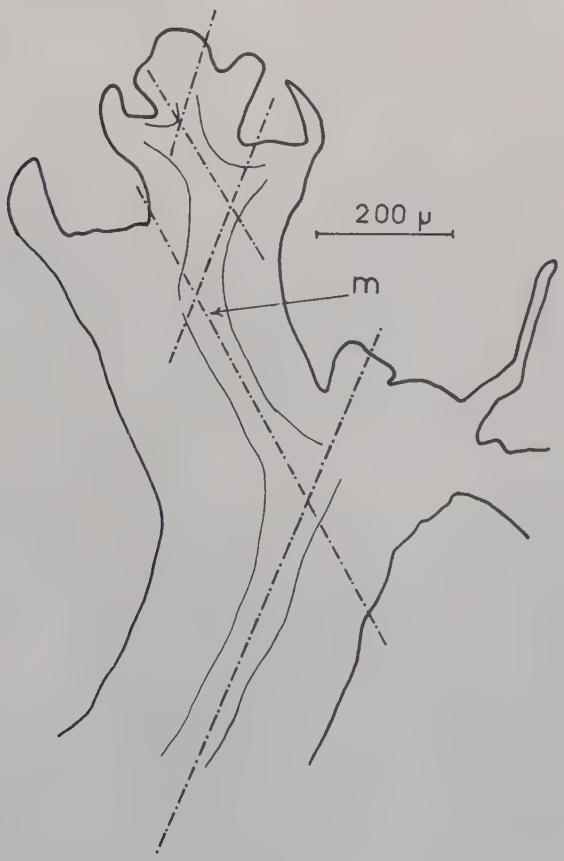
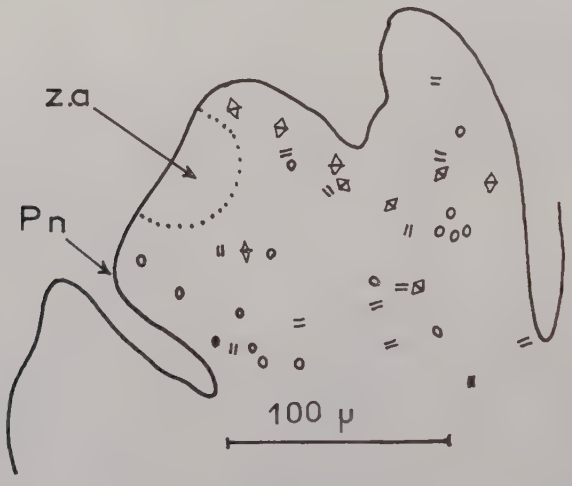


Fig. 5. — Coupe longitudinale du sommet végétatif d'un plant de *Lathyrus aphaca* L. effectuée dans un plan parallèle à la surface des stipules et montrant le changement d'orientation de l'axe du point végétatif, lors de la formation de chaque primordium, suivant un angle de 50° environ.
m : moelle.

la définition de Buvat (15) et d'y reconnaître : l'anneau initial (76), un méristème d'attente et un méristème médullaire.

— *Coupes longitudinales dans un plan parallèle à la surface des stipules.*

Sur ces coupes, l'axe du point végétatif change d'orientation, suivant un angle à peu près constant de 50°, chaque fois qu'un primordium a été formé et qu'un initium va se différencier à son tour (Fig. 5). Ce n'est qu'assez bas sous le point végétatif que l'axe de la jeune tige se redresse, pas avant la feuille n-10 au moins, soit 2 à 3 mm sous le méristème apical.



o : prophase ; ϴ : métaphase ; = : anaphase ou télophase.

Fig. 6. — Coupe longitudinale du point végétatif effectuée dans un plan parallèle à la surface des stipules : relevé de mitoses mettant en évidence la zone apicale inactive (z. a.) (méthode de superposition des coupes).
Pn : primordium de la feuille n.

L'apex est plus large dans ce plan (100 à 125 µ), et le primordium foliaire apparaît très nettement sous l'aspect d'un bombement proéminent (Pl. VI, fig. 2). Les différentes techniques d'étude des points végétatifs permettent, ici aussi, de localiser les zones actives dans les flancs et le méristème médullaire (Fig. 6 et 7 ; Pl. VII, fig. 1). L'initiation d'une formation foliaire débute par des divisions périclines sous-épidermiques (Pl. VII, fig. 1) dans la deuxième (et parfois dans la troisième) assise. Le soubassement foliaire s'épaissit avant la surrection de l'ébauche.

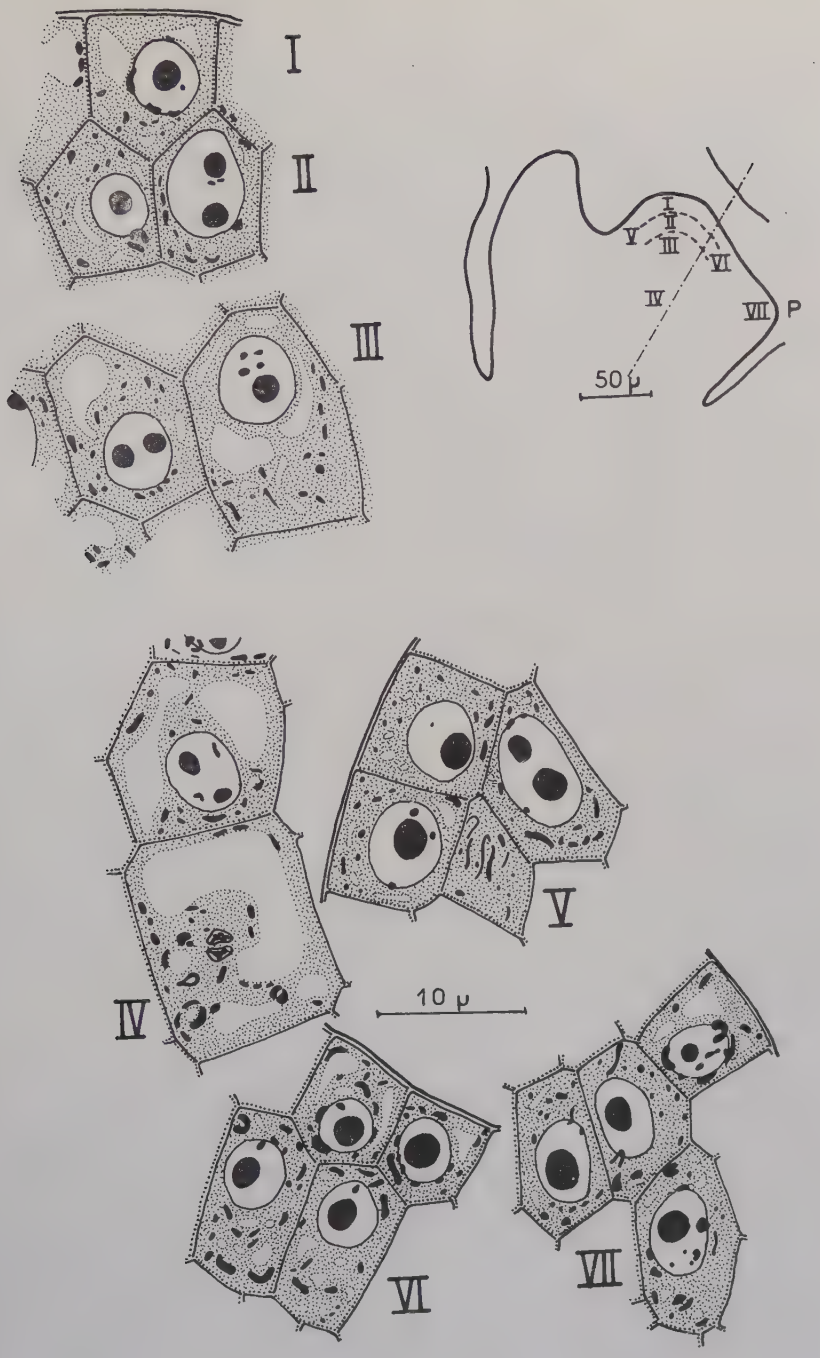


Fig. 7. — Caractères cytologiques des différents territoires du point végétatif. Coupe longitudinale dans un plan parallèle à la surface des stipules. (Regaud-Hématoxyline). Sur le schéma de localisation, l'axe du point végétatif est figuré par un trait discontinu.

I et II : tunica bisériée ; III : corpus (I, II, III : méristème d'attente) ; IV : méristème médullaire ; V et VI : anneau initial ; VII : primordium (P).

Cette étude amène aux conclusions suivantes :

— Le point végétatif du *Lathyrus aphaca* L. présente une zonation mettant en évidence : un méristème d'attente inactif et assez réduit, une activité méristématique des flancs localisée dans l'*anneau initial,* et un méristème médullaire peu important.

— Ce point végétatif fonctionne alternativement aux deux extrémités opposées d'un même diamètre, donnant à chaque fois naissance à un primordium foliaire.

— Alors qu'un primordium est formé, deux zones du point végétatif semblent être actives : celle où naîtra le primordium suivant et où commence à s'organiser un initium, ainsi que celle occupant le flanc de l'apex juste au-dessus du primordium actuel.

c — Etude du fonctionnement au cours d'un plastochrone

Une analyse détaillée du fonctionnement de ce point végétatif au cours d'un plastochrone (94) (95) nous a amené à la conclusion que, pendant l'évolution plastochronique, ce qui est frappant, c'est qu'il n'y a pour ainsi dire pas de stade de repos ; dans l'anneau initial, on ne peut mettre en évidence que deux secteurs qui manifestent chacun une activité différente (Fig. 8) : l'un situé au-dessus du primordium P dernier formé, se trouvant au contact de celui-ci vers le bas et qui est en voie de restauration, l'autre correspondant à la région où se différencie le nouvel initium i.P' et qui est au début de la phase morphogène (ce secteur s'était régénéré pendant l'initiation du primordium P). De même Hadj-Moustapha (40) a montré que l'anneau inflorescentiel chez le *Cleome spinosa* ne passe pas, comme le faisait l'anneau végétatif, par une phase de restauration et une phase de repos relatif. Ces deux phases sont « *condensées* en une seule (phase d'entretien) pour compenser la perte accélérée due à la morphogenèse des primordiums bractéaux et gemmaires. Mais dans les deux cas l'anneau initial se reconstitue ». Cet auteur pense que « le véritable temps fonctionnel est la *période sectoriale* et non pas le plastochrone ». Chez le *Cleome,* pendant la phase végétative, le plastochrone était de 48 heures et la période sectoriale de 10 jours ; par contre, durant la phase inflorescentielle, le plastochrone est de 7 heures et la période sectoriale de 91 heures environ. Or, chez le *Lathyrus aphaca* L., la feuille n étant superposée à la feuille n-2, la période sectoriale est égale seulement à deux plastochrones, soit 96 heures. Elle est donc très voisine de celle de l'anneau inflorescentiel du *Cleome* chez lequel la phase de repos relatif fait également défaut.

Ainsi, chacun des deux secteurs de l'anneau initial traverse successivement deux phases seulement : une phase morphogène et une phase de régénération, et non trois comme dans le schéma classique établi par Bersillon (5).

Une telle absence du stade de repos relatif dans le fonctionnement de l'anneau initial a été retrouvée, depuis nos premières observations (95) par J. Taillandier chez l'*Ulmus campestris* L. (89) qui présente précisément des feuilles disposées le long de la tige suivant deux orthostiques, tout comme chez le *Lathyrus aphaca* L.

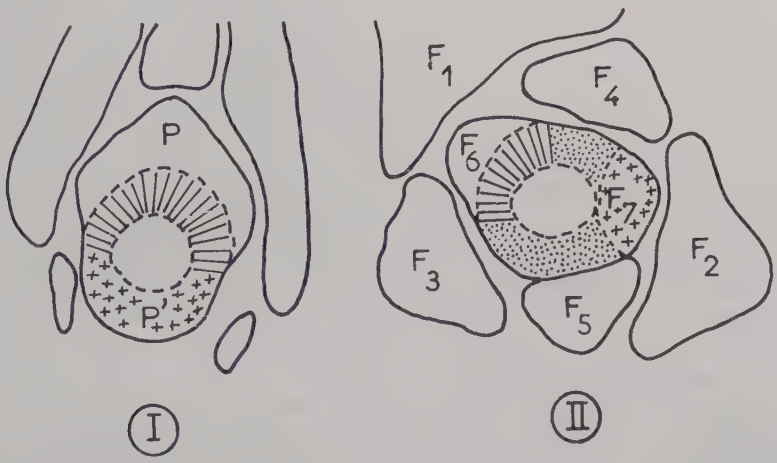


Fig. 8. — Activité périodique de l'anneau initial (coupes transversales). I : *Lathyrus aphaca* L. ; II : *Papaver somniferum* L. (d'après Bersillon).

I : *Lathyrus aphaca* L. : Le secteur de l'anneau initial où est née la feuille P se régénère pendant la genèse du primordium P' et redevient immédiatement morphogène pour initier P". Aucune autre feuille ne va être formée pendant le temps qui s'écoule entre la phase de régénération de ce secteur et sa nouvelle phase morphogène, si bien que le temps qui sépare ces deux phases n'est sans doute pas suffisant pour qu'il y ait place pour une phase de repos relatif. Si l'on admet qu'il doit y en avoir une, néanmoins, elle doit être extrêmement réduite, et l'on ne parvient pas à la mettre en évidence sur les coupes.

II : *Papaver somniferum* L. (d'après Bersillon) : Le secteur où est née la feuille F_5 et qui s'est régénéré pendant la genèse de la feuille F_6, ne redeviendra morphogène que pour initier la feuille F_{10} : trois feuilles nouvelles F_7, F_8 et F_9 auront été formées pendant le laps de temps qui sépare la phase de régénération de ce secteur et sa nouvelle phase morphogène (la période sectoriale s'étend ici sur cinq plastochrones).

En pointillé : secteurs au repos ; en hachures : secteurs en voie de régénération ; marqués de croix : secteurs de l'anneau initial en phase d'organogenèse. (F_6 et P : primordiums ; F_7 et P' : initiums).

Ceci, rapproché de l'étude phyllotaxique, nous amène à suggérer l'existence de deux centres générateurs de feuilles opposés qui, contrairement à ce qui se passe dans la majorité des cas chez les Dicotylédones, ne parcoureraient pas l'anneau initial d'un mouvement régulier, mais occuperaient continuellement le même secteur de cet anneau. Ces deux centres générateurs se propageraient verticalement dans le point végétatif et don-

neraient ainsi naissance à deux séries de feuilles distribuées, par conséquent, suivant deux hélices foliaires redressées en orthostiques.

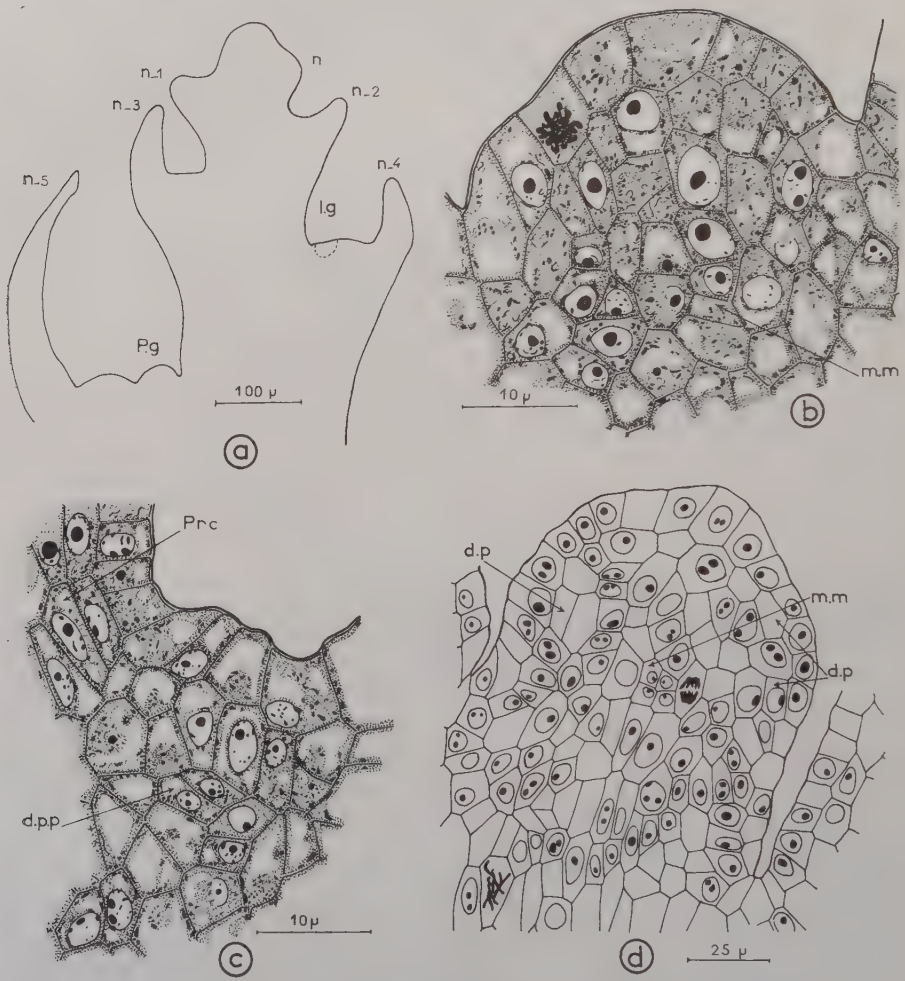


Fig. 9. — a) Coupe longitudinale du sommet végétatif d'un rameau montrant les emplacements respectifs du dernier initium gemmaire en formation et du premier primordium gemmaire reconnaissable.

l. g : initium gemmaire à l'aisselle de la feuille n-4. P. g : primordium gemmaire à l'aisselle de la feuille n-5.

b) Jeune primordium gemmaire à l'aisselle de la feuille n-5. (Regaud-Hématoxyline). Les caractères cytologiques (chondriome ponctiforme et filamenteux, vacuoles réduites — sauf dans les deux cellules épidermiques de droite et de gauche qui ne sont pas encore dédifférenciées complètement — nucléoles volumineux) mettent en évidence l'état méristématique et indifférencié de ce primordium. Le méristème médullaire m. m est déjà individualisé.

3 — ONTOGENESE DES BOURGEONS AXILLAIRES VEGETATIFS

Au cours de l'étude du fonctionnement du méristème apical durant la phase végétative, que nous venons de faire, nous n'avons pas trouvé trace d'initiation de bourgeons axillaires à l'aisselle des dernières feuilles en formation. L'initiation du bourgeon axillaire s'effectue donc avec un certain retard sur la feuille qui l'axillera. C'est ainsi que le primordium gemmaire le plus proche de l'apex ne se trouve, en général, qu'à l'aisselle des feuilles n-5 (Fig. 9 a) ou n-4.

A ce stade, un tel primordium est encore très méristématique et indifférencié (Fig. 9 b) : toutes les cellules présentent des caractères cytologiques sensiblement identiques : chondriome ponctiforme et filamenteux, vacuoles assez réduites, nucléoles volumineux. Toutefois, on remarque que le méristème médullaire du bourgeon naissant est déjà individualisé : ce méristème médullaire s'installe donc très tôt au cours de l'ontogenèse du bourgeon axillaire.

Si on observe, à présent, le territoire situé à l'aisselle de la feuille n-4 sur la Fig. 9 a, immédiatement supérieure à celle axillant ce primordium, on peut repérer l'initium gemmaire suivant, dernier formé, et qui est par conséquent le plus proche de l'apex : c'est un petit îlot de cellules légèrement différenciées qui a persisté (Fig. 9 c) (vacuoles nettement plus grandes que celles que l'on peut voir dans les cellules méristématiques du point végétatif, nucléoles plus petits ; par contre, le chondriome est principalement ponctiforme indiquant un état peu différencié). Ces cellules sont cependant plus méristématiques que les cellules avoisinantes (Fig. 9 c).

La reprise d'activité qui marque le début de l'initiation gemmaire se signale par des divisions périclines profondes (Fig. 9 c). Les cellules se dédifférencient en même temps que s'édifie le primordium gemmaire qui, lui, est uniformément méristématique, tout au moins à ses débuts.

L'observation d'un primordium gemmaire plus âgé situé à l'aisselle d'une feuille n-6 (Fig. 9 d) montre qu'en même temps qu'est initiée la

---

c) Initium gemmaire à l'aisselle de la feuille n-4. (Regaud-Hématoxyline).
d. p. p : division pericline profonde marquant le début de la formation de l'initium. Les cellules, ici, sont encore légèrement différenciées : vacuoles relativement grandes, nucléoles petits, mais le chondriome est cependant déjà principalement ponctiforme.
Prc : procambium de la feuille n-2.

d) Primordium gemmaire plus âgé, à l'aisselle d'une feuille n-6 (Navachine-Hématoxyline).
A droite et à gauche, initiation d'une première feuille par des divisions périclines sous-épidermiques (d. p.), et légers bombements annonçant le futur primordium au niveau des stipules (la coupe est faite dans le plan perpendiculaire aux stipules). Le méristème médullaire a fonctionné et donné naissance à la moelle.
m. m : méristème médullaire.

première feuille du nouveau bourgeon, par des divisions périclines sous-épidermiques (ayant déjà provoqué ici deux légers bombements car nous sommes dans un plan perpendiculaire aux stipules), sa région apicale commence à se différencier et apparaît plus claire sur les coupes. D'autre part, le méristème médullaire, que nous avions vu s'ébaucher dans le tout jeune primordium gemmaire, a déjà fonctionné donnant naissance à de la moelle.

Une fois le primordium gemmaire édifié, son organisation est très rapide et, dès qu'il a initié sa première feuille, le nouveau bourgeon axillaire montre un point végétatif identique à celui de l'axe principal et en présente la zonation typique.

Ainsi donc, un bourgeon axillaire végétatif est initié avec quatre ou cinq plastochrones de retard sur l'initiation de sa feuille axillante, mais seulement deux plastochrones séparent l'initium de l'état de méristème gemmaire structuré ayant déjà initié une première feuille. Arrivés à ce dernier stade, les bourgeons axillaires arrêtent leur développement qu'ils ne reprendront que bien plus tard. En général, ce sont les bourgeons situés à l'aisselle des premières formations foliaires réduites à des écailles à trois dents qui recommencent les premiers à fonctionner, et qui édifient des rameaux secondaires, à croissance rapide, devenant aussi importants que l'axe principal.

4 — FONCTIONNEMENT DU MERISTEME APICAL DURANT LA PHASE FLORALE

(97) (101)

Comme nous l'avons vu au début de cette étude, à partir d'un certain stade de développement, chaque rameau de *Lathyrus aphaca* L. montre une fleur à l'aisselle de toute nouvelle feuille.

Le fonctionnement du méristème apical reste foncièrement identique à ce qu'il était durant la phase végétative qui a précédé, comme le laissait supposer la persistance du mode d'arrangement phyllotaxique des feuilles inchangé (Fig. 3).

A — Initiation des premières fleurs

a — Initiation de la feuille qui axillera une fleur

Les coupes longitudinales perpendiculaires au plan des stipules montrent que l'apex a un aspect tout à fait semblable (Pl. VII, fig. 2) à celui que présentaient des coupes analogues effectuées dans les bourgeons terminaux prélevés au cours de la phase végétative, bien qu'à présent il soit plus large.

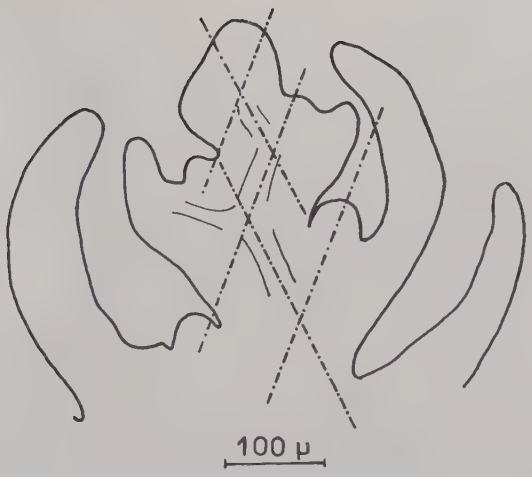
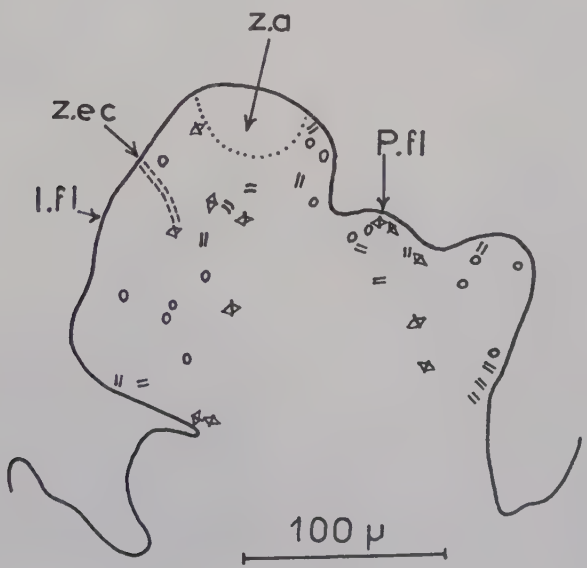


Fig. 10. — Coupe longitudinale du sommet d'un rameau reproducteur effectuée dans un plan parallèle à la surface des stipules : le changement d'orientation de l'axe suivant un angle de 50° environ déjà remarqué chez le point végétatif (fig. 5), persiste au cours de la phase reproductrice.



o : prophase ; ⋄ : métaphase ; = : anaphase ou télophase.

Fig. 11. — Coupe longitudinale du point végétatif effectuée dans un plan parallèle à la surface des stipules, au cours de la phase reproductrice. Relevé de mitoses mettant en évidence l'inactivité persistante de la zone apicale (z. a.). I. fl : initium floral ; P. fl : primordium floral ; z. ec : zone en écaille.

Les coupes longitudinales faites dans un plan parallèle à la surface des stipules sont plus intéressantes : elles mettent bien en évidence la persistance du changement d'orientation de l'axe du point végétatif suivant un angle d'environ 50° pour chaque nouvelle initiation foliaire (Fig. 10). Les feuilles (qui, rappelons-le, sont toujours à ce niveau, des vrilles) naissent encore alternativement aux deux extrémités opposées d'un diamètre du point végétatif (Fig. 10 et Pl. VIII, fig. 1), leur initiation débutant par des divisions périclines sous-épidermiques dans la deuxième ou la troisième assise.

On ne peut déceler une phase préflorale qui viendrait s'intercaler entre la phase végétative et la phase reproductrice : aucun remaniement ne s'effectue au sein du point végétatif qui conserve sa zonation, comme le montrent les relevés de mitoses (Fig. 11) et l'étude cytologique de ses différents territoires (Fig. 12). Le fonctionnement plastochronique est conservé et l'anneau initial se régénère normalement après chaque initiation foliaire, alors que le méristème d'attente n'évolue pas et n'est le siège d'aucun phénomène laissant supposer une entrée possible en activité (Fig. 12). Le soubassement foliaire d'une nouvelle feuille s'épaissit normalement avant la surrection de l'ébauche. La valeur du plastochrone ne semble pas être modifiée, et la croissance des ébauches foliaires n'est pas plus rapide à présent que pendant la phase végétative (comparer la Fig. 1, Pl. VIII, et les Fig. 2, Pl. VI, et 1, Pl. VII).

Il semblerait logique, dans de telles conditions, de conserver l'appellation de point végétatif. Cependant, si ce point végétatif produit toujours des feuilles suivant le mode végétatif, la phase reproductrice est atteinte sans modifications sensibles du méristème apical, et à l'aisselle de l'ébauche foliaire n-1 un jeune primordium floral est déjà visible : cet apex de type végétatif est devenu reproducteur.

b — Initiation de la fleur axillaire

— *La zone en écaille.*

Lorsque le primordium de la feuille n, dernière initiée, est bien individualisé, dans le flanc de l'apex qui lui est immédiatement supérieur et où l'anneau initial finit sa restauration, une *zone en écaille* de cellules aplaties apparaît (Pl. VIII, fig. 1) isolant du sommet un petit îlot cellulaire qui se trouve ainsi à l'aisselle du primordium foliaire n. Les cellules de cette *zone en écaille* ont des caractères très méristématiques : vacuoles minuscules et très peu nombreuses, gros nucléoles, rapport nucléoplasmique élevé et chondriome non différencié (Fig. 13) ; elles sont au moins aussi méristématiques que les cellules de l'anneau initial en restauration qui se trouvent immédiatement au-dessus d'elles. Cette nappe de cellules aplaties n'entoure jamais complètement l'îlot de cellules qu'elle isole : elle reste localisée entre lui et l'anneau initial.

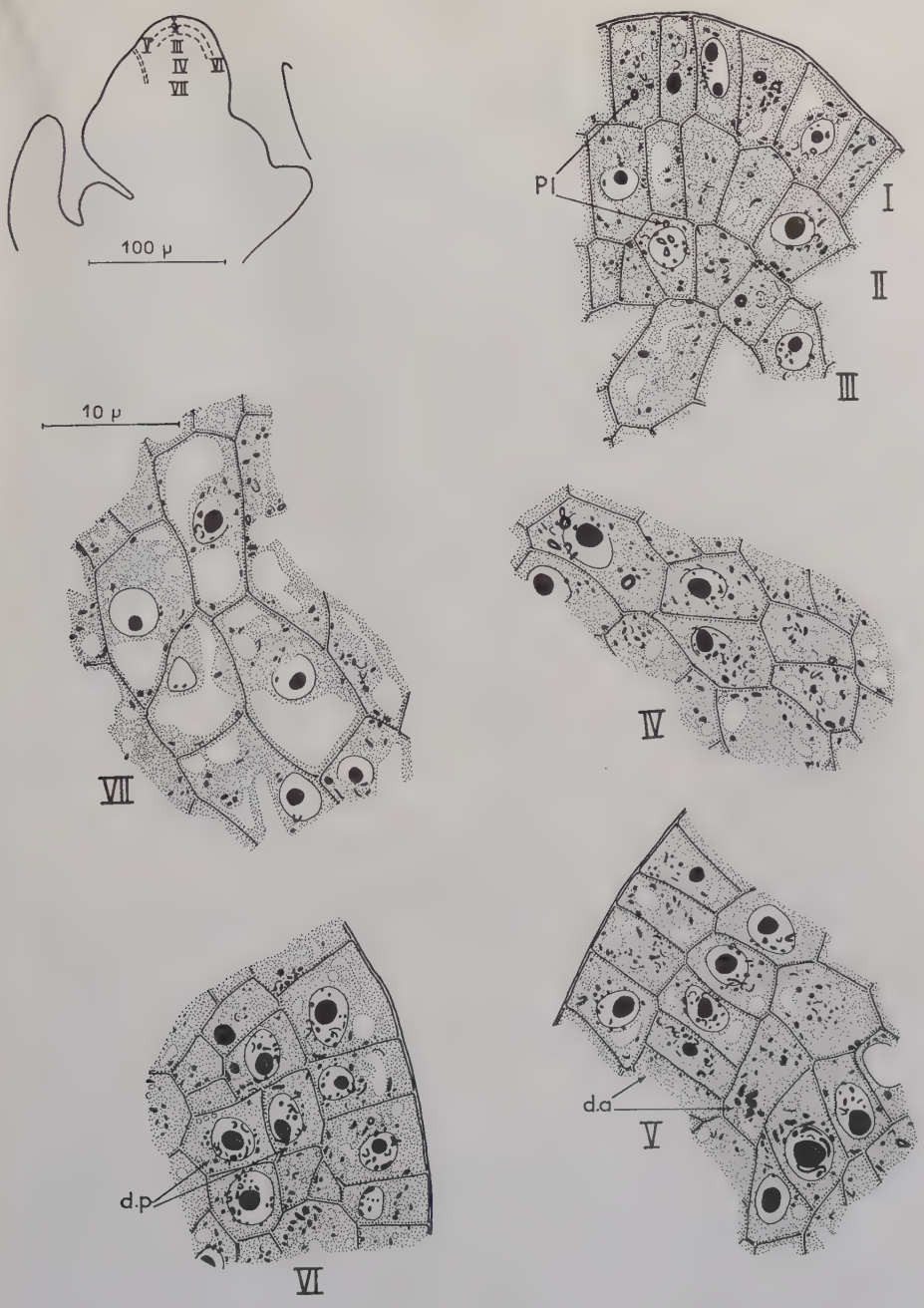


Fig. 12. — Caractères cytologiques des différents territoires de l'apex devenu reproducteur. Coupe longitudinale dans un plan parallèle à la surface des stipules. (Regaud-Hématoxyline)

I et II : tunica bisériée ; III : corpus ; (I, II, III : méristème d'attente toujours inactif ; remarquer la présence de plastes pl. dans les cellules) ; IV : méristème médullaire ; V et VI : anneau initial ; VII : moelle.

En V l'anneau initial se régénère par divisions anticlines (d. a) répétées après la dernière initiation foliaire, alors qu'en VI l'anneau initial prépare l'initiation de la feuille suivante par des divisions périclines sous-épidermiques (d. p).

Fig. 13. — Caractères cytologiques de la zone en écaille et de l'îlot de cellules isolé à l'aisselle du primordium de la feuille n et qui se différenciera en initium floral. (Regaud-Hématoxyline).

Remarquer que les cellules de la zone en écaille (z. ec) sont plus méristématiques (nucléoles plus gros, vacuoles plus réduites, chondriome ponctiforme) que celles du futur initium floral ou que celles de l'anneau initial en restauration.

Une division péricline profonde dans la troisième assise (d. p. p) marque le début de l'initiation de la fleur axillaire de la feuille n, dernière formée et encore à l'état de primordium.

A. i. r : anneau initial en restauration ; I. fl : cellules du futur initium floral.

La persistance de cette *zone en écaille* est très courte, car au niveau du primordium de la feuille n-1 on ne la retrouve déjà plus.

— *L'initium floral.*

L'îlot de cellules isolé à l'aisselle du primordium de la feuille n, quoique encore assez méristématique, l'est cependant moins que la *zone en écaille* ou que l'anneau initial en restauration (Fig. 13 et Pl. VIII, fig. 1) : les nucléoles sont plus petits et les vacuoles en plus grand nombre. Nous sommes donc, ici, en présence d'un territoire légèrement différencié. Aucune mitose n'y a lieu tout d'abord. Cet îlot cellulaire semble être dans un état très voisin de celui de repos relatif : il est prêt à fonctionner. C'est à partir de ce territoire que va s'organiser l'initium floral : très rapidement, en même temps que les cellules se dédifférencient légèrement, des divisions périclines profondes apparaissent dans la troisième et la quatrième assise préfigurant l'installation d'un méristème médullaire, et préparant la surrection du primordium floral ; ce dernier est d'ailleurs déjà visible à l'aisselle de la feuille n-1 où il présente un petit bombement (Fig. 14 a et Pl. VIII, fig. 1).

Les deux caractéristiques essentielles de l'initiation florale sont donc, d'une part l'apparition très précoce de l'initium suivie d'une évolution très rapide, et d'autre part la présence d'une *zone en écaille* dont les cellules sont moins différenciées que celles de l'îlot à partir duquel l'initiation florale s'organise.

— *Le primordium floral.*

Le primordium floral qui était déjà visible à l'aisselle de la feuille n-1 grossit rapidement. En même temps, la zone en écaille disparaît : ses cellules reprennent une forme normale en s'élargissant ; de plus elles se différencient et perdent leurs caractères méristématiques.

Si à l'aisselle de la feuille n-2 nous trouvons un primordium floral très méristématique encore indifférencié, avec toutefois un méristème médullaire net, à l'aisselle de la feuille n-3 le primordium est, cette fois, structuré et présente déjà une zonation très marquée (Fig. 14 b) : la partie apicale apparaît comme moins méristématique, plus différenciée que les flancs qui, eux, par contre, semblent s'être dédifférenciés : les noyaux de leurs cellules ont de gros nucléoles ; ces cellules sont, d'autre part, pour ainsi dire dépourvues de vacuoles. *Un méristème d'attente floral* s'individualise donc par différenciation des cellules apicales du bourgeon floral. Au contraire les flancs demeurent méristématiques et actifs : des divisions périclines dans la deuxième assise sont visibles, qui annoncent l'initiation des sépales. Nous sommes en présence, ici, d'un véritable *anneau initial floral* (ceci s'accorde avec les observations faites chez d'autres plantes par Hadj-Moustapha (39, 40) et R. Phelouzat (66, 67) par exemple). Le méristème médullaire est à présent bien en place.

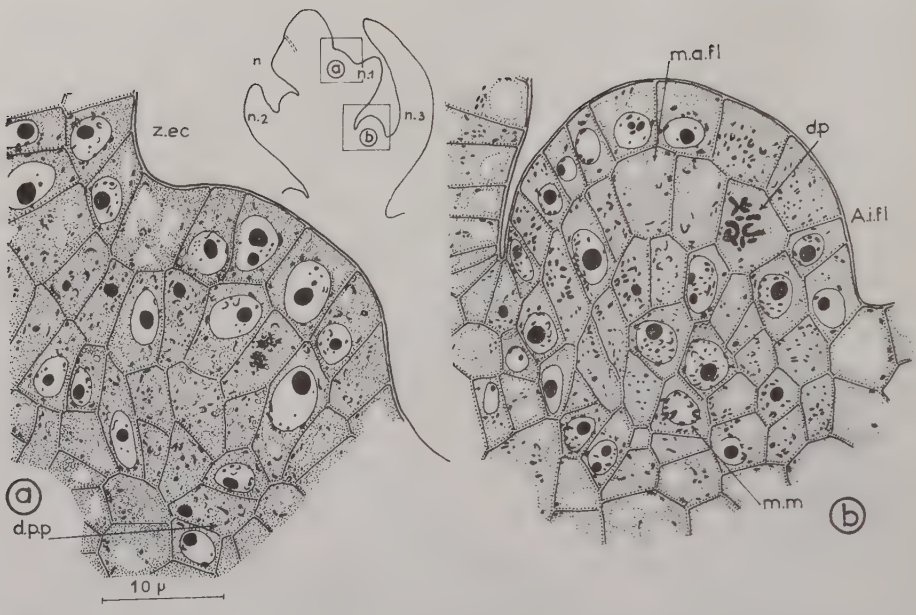


Fig. 14. — a) Tout jeune primordium floral à l'aisselle de l'ébauche foliaire n-1. Remarquer l'état méristématique de toutes les cellules (gros nucléole, vacuoles petites, chondriome indifférencié) ainsi que les divisions périclines profondes (d. p. p) qui se sont déjà produites dans la troisième et la quatrième assise. A noter aussi le retour graduel à une forme normale plus élargie et à un état plus différencié des cellules de la zone en écaille (z. ec) visibles à gauche en bordure du jeune primordium. (Regaud-Hématoxyline).

b) Primordium floral structuré se développant à l'aisselle de la feuille n-3. La zone en écaille a déjà complètement disparu, mais par contre une zonation apparaît : la zone apicale est plus différenciée (donc moins méristématique) que les flancs ; un méristème d'attente floral (m. a. fl) s'est individualisé par différenciation des cellules apicales du primordium floral.

Une division péricline sous-épidermique (d. p) annonce l'initiation d'un sépale. Le méristème médullaire (m. m) est également plus différencié que les flancs du primordium : un véritable anneau initial floral (A. i. fl) s'individualise. (Regaud-Hématoxyline).

B — Initiation florale chez des rameaux ayant déjà produit plusieurs fleurs

Cette étude du fonctionnement du méristème apical du *Lathyrus aphaca* L., au cours de la phase reproductrice, a été faite sur des points végétatifs de rameaux commençant tout juste à initier leurs premières fleurs. Chez des rameaux plus âgés, ayant déjà produit plusieurs fleurs (Fig. 15), le développement du primordium floral est encore bien plus

rapide, puisque ce dernier est déjà structuré à l'aisselle de l'ébauche foliaire n-1, et a initié ses sépales à l'aisselle de la feuille n-2.

La figure 15 a et b et la photographie Pl. VIII, fig. 2 correspondante présentent un tel point végétatif de rameau floral âgé, en coupe longitudinale effectuée parallèlement à la surface des stipules. A l'aisselle de la feuille n qui cependant est encore à l'état de primordium, c'est déjà un jeune primordium floral qui est visible, montrant la mise en place du méristème médullaire ; la zone en écaille est presque complètement estompée et la régénération de l'anneau initial est en voie d'achèvement. Des divisions périclines sous-épidermiques préparent l'initiation de la feuille n + 1. Le méristème d'attente est toujours reconnaissable. A l'aisselle de la feuille n-1 qui est encore à peine à l'état d'ébauche, c'est un primordium floral structuré qui est présent (Fig. 15 a et c ; Pl. X, fig. 1), et à l'aisselle de la feuille n-2 une jeune fleur ayant initié ses sépales.

Ces fleurs qui s'organisent, et grossissent si rapidement, occupent vite énormément d'espace au voisinage du méristème apical, et l'obligent à s'incliner de côté et d'autre (Pl. VII, fig. 2), ce qui, ajouté au basculement d'axe, crée des conditions peu propices à l'obtention de coupes bien orientées tant dans le sens transversal que dans le sens longitudinal.

C — La phase de transition

Si, comme nous l'avons vu plus haut, il n'y a pas de phase préflorale discernable, il est par contre intéressant de noter cette accélération dans le développement du primordium floral (d'autant plus sensible qu'un plus grand nombre de fleurs ont déjà été formées), accélération qui ne se remarque qu'après l'initiation des premières fleurs, lorsque l'apex est vraiment devenu reproducteur. Il semble que, bien que gardant un fonctionnement immuable de type végétatif, le méristème apical passe par une *phase de transition,* reflétant ainsi les processus physiologiques dont il est l'objet et qui l'amènent à produire des fleurs.

Cette *phase de transition* serait, chez le *Lathyrus aphaca* L., caractérisée par l'initiation très précoce des premières fleurs à l'aisselle des feuilles, suivant un mode tout à fait semblable à celui que nous trouvons pendant la phase reproductrice qui va faire suite. Mais à ce stade les jeunes primordiums floraux montrent une vitesse de développement relativement lente, encore proche de la vitesse de développement d'un bourgeon axillaire végétatif.

Un autre point important vient confirmer la réalité de cette phase de transition : lorsque le rameau devient reproducteur (Pl. VIII, fig. 1), la hauteur de l'apex au-dessus du primordium foliaire n dernier formé (et même au-dessus du massif cellulaire destiné à produire la fleur axillaire de ce primordium n) montre le même ordre de grandeur (50 μ environ)

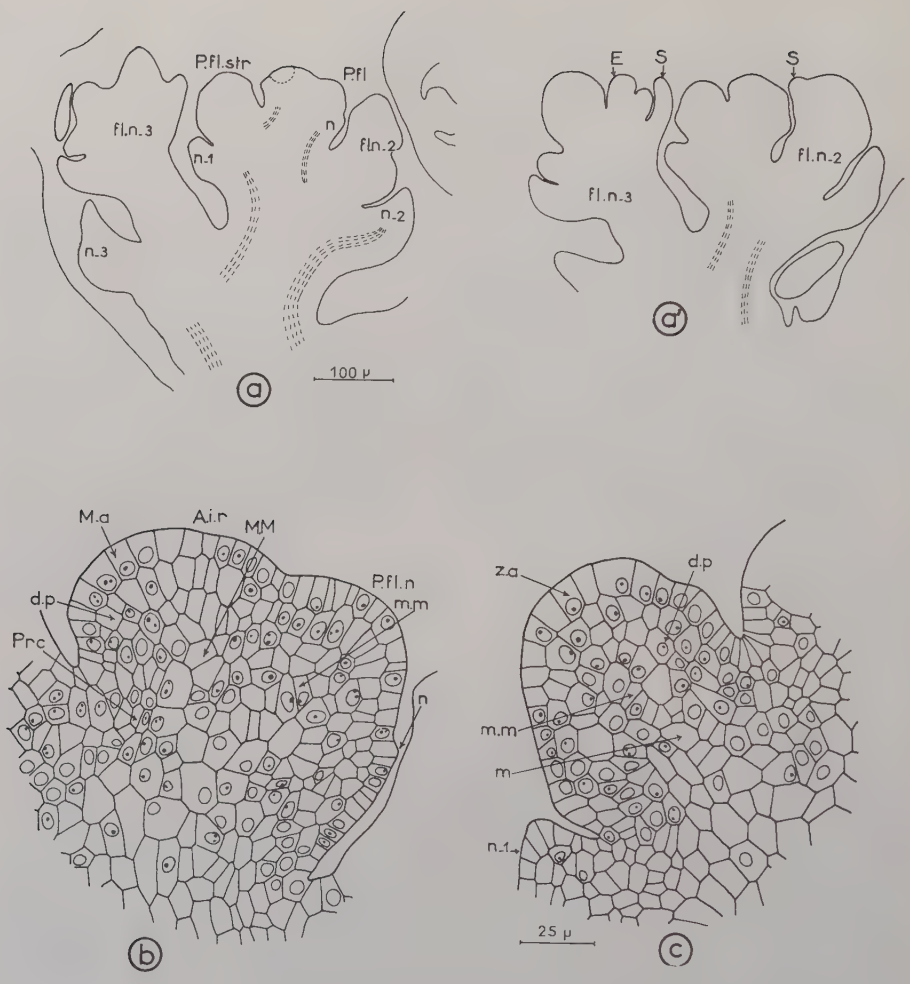


Fig. 15. — Sommet d'un rameau reproducteur âgé ayant déjà produit plusieurs fleurs.

a) Schéma d'ensemble d'une coupe longitudinale effectuée parallèlement au plan des stipules. Les basculements successifs de l'axe sont toujours reconnaissables. Un jeune primordium floral (P. fl) est visible à l'aisselle de la feuille n encore à l'état de primordium. A l'aisselle de l'ébauche de la feuille n-1 on observe un gros primordium floral structuré (P. fl. str). C'est déjà une jeune fleur (fl n-2) ayant initié ses sépales qui est axillée par n-2 et une fleur complète (fl n-3) qui se trouve à l'aisselle de n-3. (En raison de leur développement rapide, ces deux fleurs ne sont pas vues coupées axialement en même temps que le méristème apical, mais le sont sur une coupe voisine représentée en a').

En a') E : étamine ; S : sépale.

b) Détail du sommet : le jeune primordium floral (P. fl. n) qui se développe à l'aisselle du primordium de la feuille n montre déjà la mise en place de son méristème médullaire (m. m). La zone en écaille a déjà presque complètement disparu et de ce côté l'anneau initial est restauré (A. i. r). A

qu'au cours de la phase végétative proprement dite. Par contre un apex en pleine phase reproductrice (Pl. VIII, fig. 2) se montre moins élevé au-dessus du dernier primordium foliaire formé, et l'anneau initial y est moins haut : il semble que cela soit à rapprocher de la rapidité avec laquelle la fleur axillaire se développe après son initiation.

On voit pourquoi cette phase de transition ne saurait être assimilée à la phase préflorale décrite par A. Lance (43, 61, 62) chez certaines plantes : ici, l'anneau initial garde son fonctionnement plastochronique de type végétatif inchangé et continue de produire des feuilles suivant un rythme normal.

5 — COMPARAISON DE L'ONTOGENESE AXILLAIRE AU COURS DES PHASES VEGETATIVE, DE TRANSITION ET REPRODUCTRICE

Il est évident que les processus physiologiques aboutissant au passage à la phase reproductrice sont liés au stade de développement atteint par la plante : en fait, ils sont liés à la *vigueur* de la plante (cette notion de vigueur a principalement été mise en évidence par P. Champagnat (21) dans l'étude des ramifications végétatives). Dans les conditions normales, seuls les bourgeons axillaires des quatre premières feuilles formées (les deux écailles à trois dents et les deux feuilles normales bifoliolées) peuvent se développer en rameaux secondaires (Pl. IV, fig. 1), ainsi que ceux qui sont beaucoup plus haut sur la tige, à l'aisselle des vrilles, et qui se développent alors soit en rameaux secondaires, soit en fleurs ; ceci est à rapprocher du cas du *Linum usitatissimum* étudié par Gregory et Veale (37). Mais une grande différence se remarque entre ces deux séries de pousses axillaires : les premières ne se développent que longtemps après leur initiation, alors que les secondes ont un développement bien plus rapide. L'étude comparée de bourgeons terminaux de trois sortes : purement végétatif, en phase de transition et en phase reproductrice va nous préciser ces constatations.

Pour ce qui est du bourgeon terminal dont le méristème apical est purement végétatif, un primordium gemmaire végétatif indifférencié ne se distingue qu'à l'aisselle des feuilles n-4 ou n-5 seulement ; ce primordium

---

gauche, des divisions périclines sous-épidermiques (d. p) préparent l'initiation de la feuille suivante n+1 dont le procambium (Prc) commence à s'individualiser. (Navachine-Hématoxyline).
M. a : méristème d'attente de l'apex ; M. M : méristème médullaire.

c) Primordium floral structuré à l'aisselle de l'ébauche foliaire n-1 : on reconnaît le méristème médullaire (m. m), la moelle (m), la zone apicale (z. a). Assez bas dans les flancs, on a déjà des divisions périclines sous-épidermiques visibles à droite (d. p).

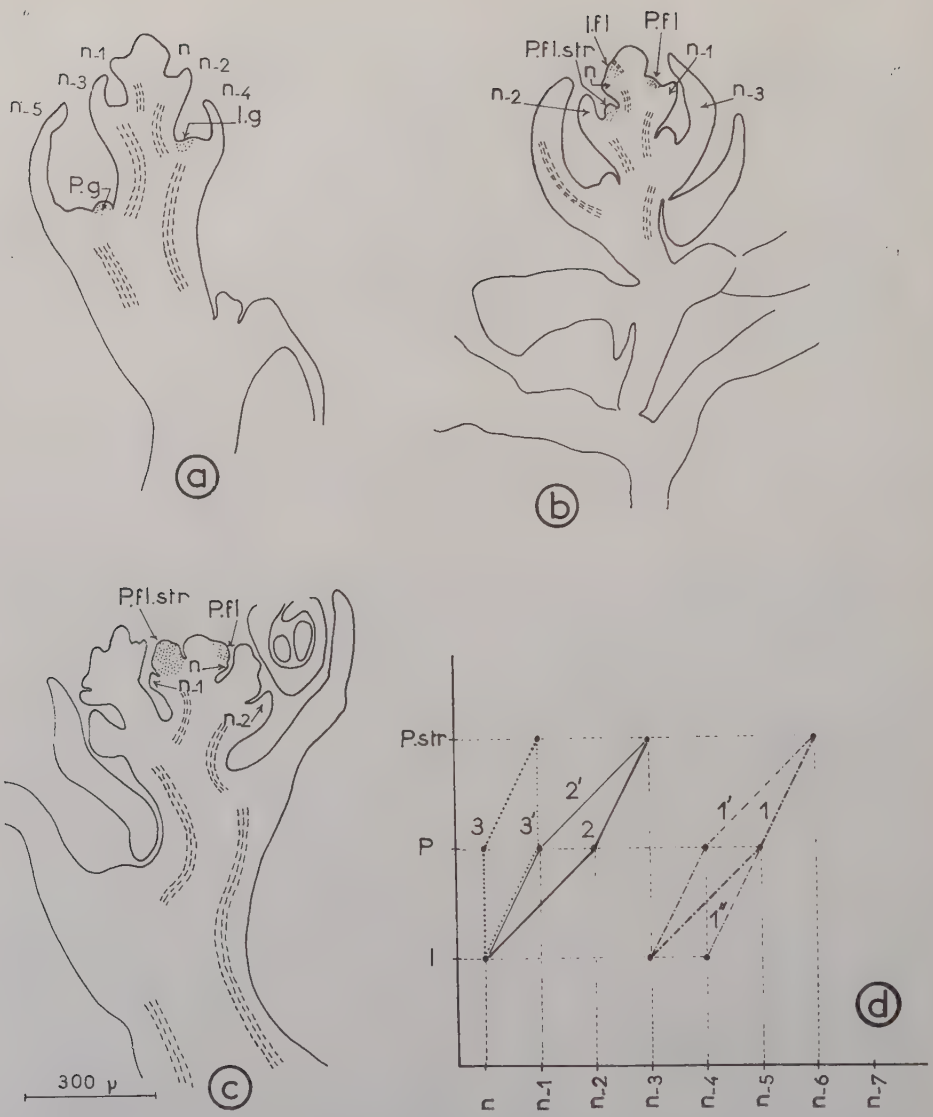


Fig. 16. — a) b) c). Précocité d'initiation et rapidité de développement comparées des formations axillaires (végétatives ou florales) chez le *Lathyrus aphaca* L. au cours des phases :

a) végétative : initiation tardive (à l'aisselle de n-4) et développement lent du bourgeon axillaire végétatif ;

b) de transition : initiation précoce (à l'aisselle de n) et développement lent de la fleur axillaire ;

c) reproductrice : initiation très précoce et développement très rapide de la fleur axillaire.

I. g : initium gemmaire ; P. g : primordium gemmaire ; I. fl : initium floral ; P. fl : primordium floral ; P. fl. str : primordium floral structuré.

d) Représentation graphique de ces résultats : *en abscisses*, suite des feuilles

n'est structuré et ne commence à fonctionner qu'à l'aisselle de la feuille n-6 au plus tôt, dans la plupart des cas (Fig. 9 et 16 a). La naissance du méristème gemmaire est très en retard sur celle de la feuille axillante qui peut ainsi atteindre une assez grande taille avant la surrection du bourgeon axillaire. Nous avons vu également que chez un bourgeon terminal dont le méristème apical est arrivé en phase de transition (qui est en fait le début de la phase reproductrice) un primordium floral indifférencié est reconnaissable à l'aisselle des feuilles n-1 ou n-2, et que ce primordium est structuré à l'aisselle de la feuille n-3 (Fig. 14 et 16 b). Ici, la naissance du méristème axillaire est très précoce, à l'opposé de ce qui se passe au cours de la phase végétative, mais sa surrection est encore relativement lente, de sorte que la feuille axillante atteint également, dans ce cas, une assez grande taille avant le développement de la formation axillaire.

Enfin, si nous observons un bourgeon terminal prélevé au cours de la phase purement reproductrice (Fig. 15 et 16 c), on constate qu'un primordium floral indifférencié est, le plus souvent, présent à l'aisselle de la feuille n (en effet, l'initium se transforme en primordium avant que la feuille $n + 1$ soit visible sous forme de primordium), et que de toute façon à l'aisselle de la feuille n-1 se trouve un primordium floral structuré. Chez un tel bourgeon, la naissance du méristème axillaire est également très précoce, tout comme au cours de la phase de transition, mais en plus sa surrection est extrêmement rapide ; la feuille axillante n'a pas le temps de se développer avant la surrection du méristème floral axillaire.

Il est possible de réunir ces faits en un tableau (Tabl. I), et d'essayer d'en tirer une représentation graphique très simple (Fig. 16 d) :

---

formées, n étant la plus jeune, encore à l'état de primordium ; *en ordonnées,* 3 états successifs bien déterminés du développement du méristème axillaire. I : initium ; P : primordium indifférencié ; P. str : primordium structuré.

— Les courbes 1, 1' et 1" en tirets ponctués correspondent au début du développement du bourgeon axillaire chez un plant encore en phase végétative.

— Les courbes 2 et 2' en traits pleins correspondent au début du développement de la fleur axillaire chez un plant en phase de transition.

— Les courbes 3 et 3' en pointillés correspondent au début du développement de la fleur axillaire chez un plant en phase reproductrice.

Remarquer que les courbes 1 et 1' d'une part, 2 et 2' d'autre part, présentent une allure semblable indiquant une vitesse identique de début de développement des formations axillaires ; par contre les courbes 3 et 3' sont plus redressées et indiquent une vitesse de début de développement bien plus grande des formations axillaires chez les plants en phase reproductrice proprement dite.

Dans chacun des trois cas, le tracé le plus épais correspond au fait le plus fréquent.

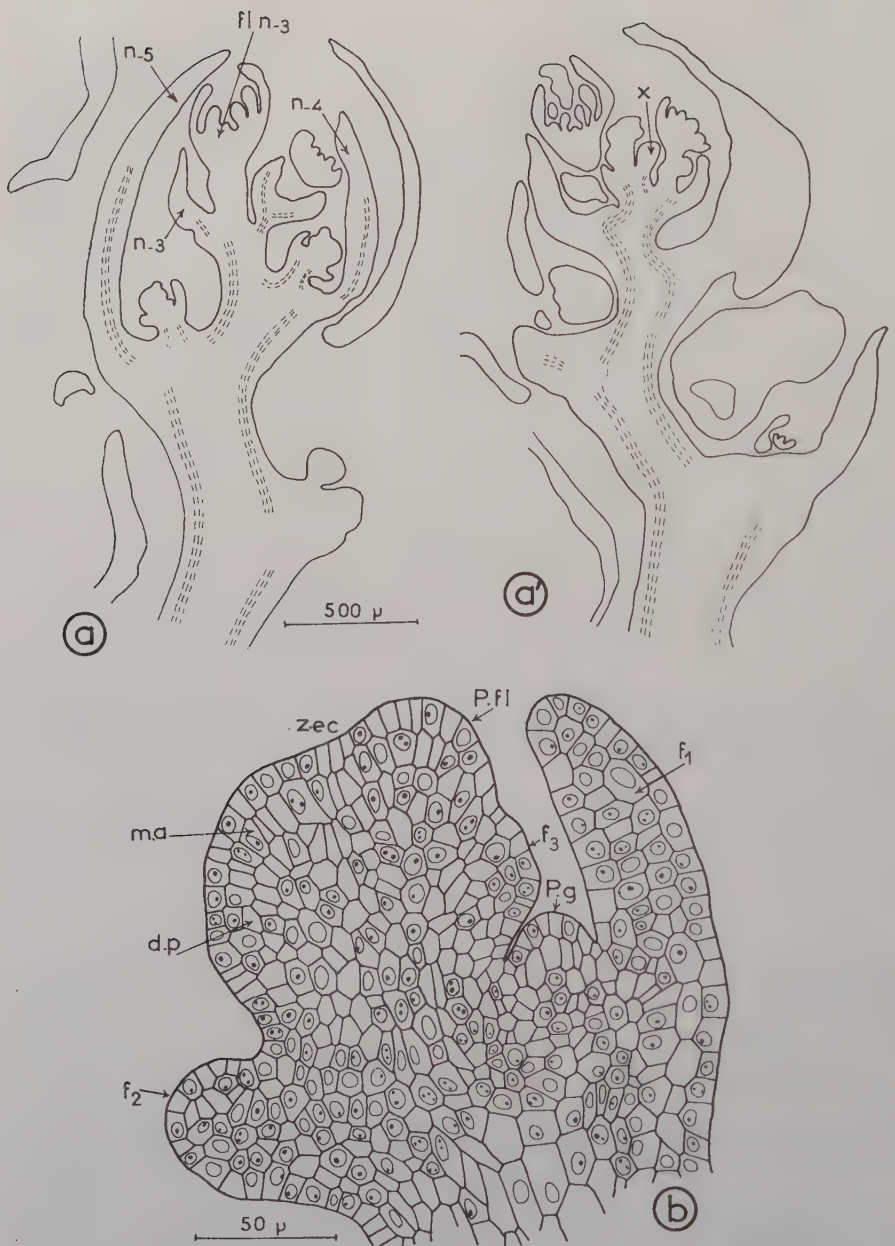


Fig. 17. — a et a') Plant de *Lathyrus aphaca* L. dans la phase reproductrice. L'apex (x) qui était déjeté par les fleurs est visible en a', bien qu'il ne soit pas coupé axialement. En a, remarquer les deux derniers méristèmes gemmaires végétatifs qui ont été initiés et qui se développent à l'aisselle des feuilles n-4 et n-5. La fleur fl n-3 qui se développe à l'aisselle de la

TABLEAU I

Stade auquel se trouve le méristème apical	Feuille à l'aisselle de laquelle est visible l'*initium* gemmaire	Feuille à l'aisselle de laquelle est visible le *primordium indifférencié*	Feuille à l'aisselle de laquelle est visible le *primordium structuré*
Végétatif	n-4 ou n-3	n-5 ou n-4	n-6
Transition	n	n-1 ou n-2	n-3
Reproducteur	n	n ou n-1	n-1

Une telle représentation met en évidence deux faits essentiels :

1 — Le temps nécessaire à l'évolution d'un initium axillaire végétatif en primordium structuré, chez une plante à l'état végétatif, est du même ordre que celui qui caractérise la transformation de l'initium floral en primordium floral structuré chez une plante arrivée à la phase de transition, c'est-à-dire deux à trois plastochrones. Ce qui différencie ces deux stades de la plante, c'est la précocité bien plus grande de l'initiation du méristème axillaire chez la plante arrivée à la phase de transition.

2 — Par contre, si l'initiation du méristème axillaire floral montre une précocité comparable par rapport à l'initiation de la feuille axillante chez la plante en phase de transition, comme chez la plante au stade vraiment reproducteur, c'est la rapidité de l'évolution de ces initiums qui, ici, diffère : la transformation de l'initium floral en primordium floral structuré est nettement plus rapide lorsque la plante est vraiment au stade reproducteur (un plastochrone seulement, au maximum, est nécessaire).

Une remarque intéressante se rattache à ces observations : chez le *Lathyrus aphaca* L., une *zone en écaille* n'est présente lors de l'initiation axillaire que lorsque cette dernière s'effectue très tôt, à l'aisselle de la feuille n (c'est alors toujours une vrille), donc uniquement chez la plante au stade reproducteur ou en phase de transition. Nous essaierons, plus loin, de dégager la signification de ce fait.

---

feuille n-3 est déjà de grande taille et a formé ses pièces florales. (Brasil-Hématoxyline).

b) Avant-dernier bourgeon axillaire végétatif qui se développe à l'aisselle de la feuille n-5. Ce bourgeon axillaire a déjà atteint la phase reproductrice : la feuille f_3 encore à l'état de primordium axille déjà un gros primordium floral indifférencié (P. fl). La zone en écaille (z. ec) disparaît. A gauche, divisions périclines sous-épidermiques (d. p) annonçant l'initiation de la feuille suivante f_4. Suivant le plan de coupe, seul est visible le primordium gemmaire végétatif (P. g) situé à l'aisselle de la feuille f_1. (Brasil-Hématoxyline).
m. a : méristème d'attente.

6 — EVOLUTION DES DERNIERS BOURGEONS AXILLAIRES VEGETATIFS FORMES AVANT LA PHASE DE TRANSITION

Les bourgeons axillaires végétatifs nés à l'aisselle des premières feuilles de l'axe principal se développent en rameaux secondaires végétatifs de même type que cet axe, et deviennent reproducteurs après la production d'un assez grand nombre de nœuds uniquement végétatifs (Pl. IV, fig. 1). Leur étude donne des résultats semblables à celle que nous venons de faire sur l'axe principal.

Au contraire, les derniers bourgeons végétatifs formés à l'aisselle des feuilles, au moment où va débuter la phase de transition, ont un comportement tout différent. Envisageons le cas d'un plant de *Lathyrus* entré pleinement dans la phase reproductrice, mais depuis peu (Fig. 17 a et a'). Le dernier méristème gemmaire végétatif qui ait été initié se trouve à présent à l'aisselle de la feuille n-4 ; à l'aisselle des feuilles plus anciennes n-5, n-6, n-7, etc... avaient été également initiés des méristèmes de type végétatif ; par contre, à l'aisselle des feuilles plus jeunes, n-3, n-2, n-1 et n, nous trouvons des jeunes fleurs, des primordiums ou des initiums floraux ; à l'aisselle de n-3 et de n-2 les fleurs sont déjà très développées (les étamines sont initiées chez fl n-2 et l'ovaire commence à s'individualiser chez fl n-3).

Souvent le bourgeon axillaire qui se développe à l'aisselle de la feuille n-4 a déjà formé deux feuilles et va initier sa troisième (Pl. IX, fig. 1). A l'aisselle de l'ébauche de sa deuxième feuille f_2, un initium (presque un primordium naissant) est visible ; à l'aisselle de sa première feuille f_1, c'est un jeune primordium végétatif que nous trouvons.

Le bourgeon axillaire de la feuille n-5 (ainsi que celui de la feuille n-4, parfois, comme c'est le cas dans l'exemple choisi fig. 17 a), possède deux feuilles f_1 et f_2 axillant chacune un primordium végétatif, alors que sa troisième feuille f_3, encore presque à l'état de primordium, axille déjà un primordium floral.

Les bourgeons axillaires des feuilles n-6 et n-7 montrent, eux aussi, de gros primordiums floraux à l'aisselle de leur plus jeune feuille f_4 pour ba n-6, et de l'avant-dernière feuille f_3 pour ba n-7, leurs deux premières feuilles f_1 et f_2 axillant toujours chacune un primordium végétatif.

Nous constatons que le bourgeon axillaire de la feuille n-4 (Pl. IX, fig. 1) montre très tôt la phase de transition. Il en a été de même pour les bourgeons visibles à l'aisselle des feuilles n-5, n-6 et n-7 (Pl. IX, fig. 2 ; Fig. 17 b et 18). Nous assistons donc chez les derniers bourgeons formés avant la phase de transition a une réduction de la phase végétative, et au contraire à un passage très précoce à la phase reproductrice.

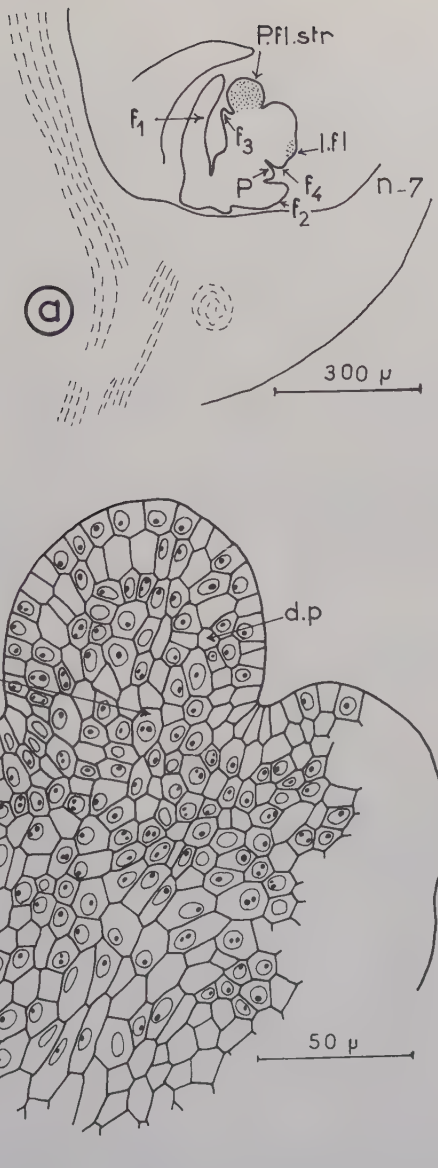


Fig. 18. — a) Bourgeon axillaire végétatif qui a atteint la phase reproductrice et qui se développe à l'aisselle de la feuille n-7 d'un plan de *Lathyrus aphaca* L. étant lui-même en phase reproductrice et dont la première fleur s'est développée à l'aisselle de la feuille n-3.

Ce bourgeon présente des primordiums axillaires végétatifs (P) à l'aisselle de ses feuilles f_1 et f_2, un primordium floral déjà structuré (P. fl. str) à l'aisselle de l'ébauche foliaire f_3 et un initium floral (I. fl) (avec déjà un léger bombement) à l'aisselle du primordium de la feuille f_4.

(La coupe est axiale pour le primordium floral développé à l'aisselle de l'ébauche foliaire f_2, mais pas pour l'insertion à l'aisselle de la feuille n-7).

b) Le primordium floral déjà structuré à l'aisselle de l'ébauche foliaire f_3 : la moelle (m) est déjà visible et des divisions périclines sous-épidermiques (d. p) se remarquent à droite.

Il faut noter l'accélération de l'initiation des méristèmes axillaires végétatifs à l'aisselle des deux premières feuilles f_1 et f_2 de ces bourgeons axillaires, qui pourront ainsi se développer rapidement et augmenter le nombre des rameaux fleuris de la plante.

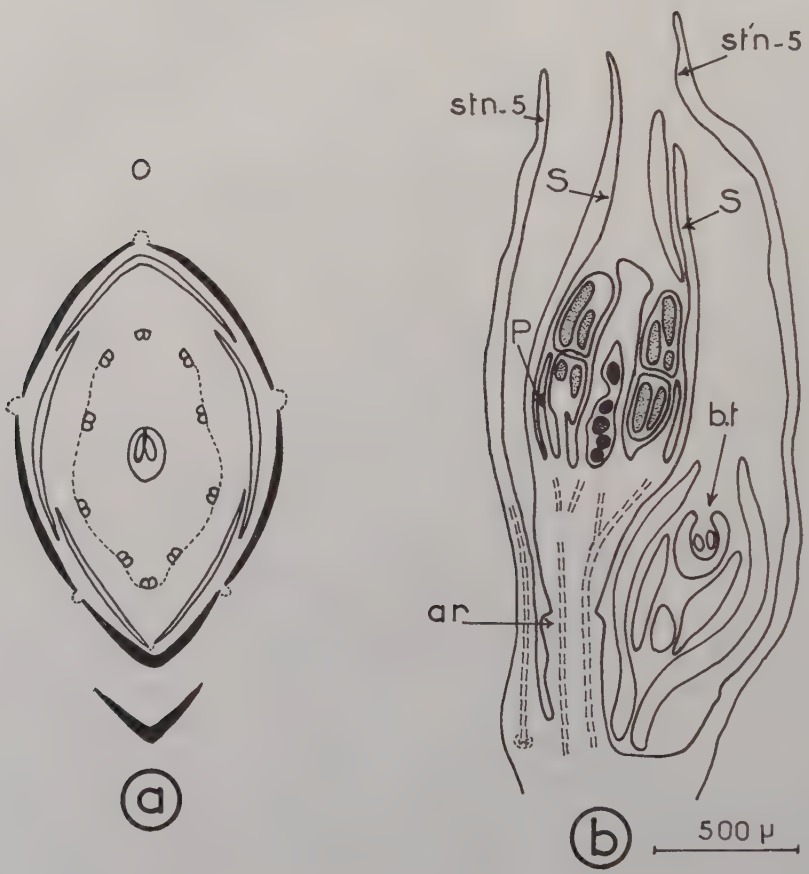


Fig. 19. — a) Diagramme de la fleur du *Lathyrus aphaca* L. C'est l'étendard ou pétale dorsal qui est situé vers l'axe. Ici l'androcée est diadelphe.

Ce diagramme est également valable pour le *Spartium junceum* L. et le *Sarothamnus scoparius* Koch. ; mais ces deux plantes ont des fleurs présentant un androcée monadelphe. D'autre part chez le *Spartium* les deux pétales de la carène sont libres entre eux, alors qu'ils sont soudés chez le *Sarothamnus* comme chez le *Lathyrus*.

b) Jeune fleur ayant ébauché complètement toutes ses pièces florales : l'ovaire est supère. Remarquer l'articulation (ar) visible sur le pédoncule floral. (Cette fleur se trouve à l'aisselle de la feuille n-5).

Du fait du basculement d'axe, et la coupe étant effectuée perpendiculairement aux stipules, le bourgeon terminal (b. t.) n'est pas coupé axialement.

P : pétale ; S : sépale ; st n-5 et st' n-5 : stipules de la feuille n-5.

7 — ONTOGENIE DE LA FLEUR

L'étude du primordium floral structuré nous a montré que, rapidement, celui-ci présentait une zonation semblable à celle qui se voit chez un primordium gemmaire végétatif et que très tôt des divisions périclines sous-épidermiques annonçaient l'initiation des sépales. En effet, ici, il n'y a pas de bractéoles ou préfeuilles sur le pédoncule floral avant les pièces de la fleur : « et c'est un fait digne d'être noté, car il est assez rare dans le règne végétal » (65).

Le premier sépale à se développer est le sépale ventral, étant donné que chez le *Lathyrus* c'est l'étendard, ou pétale dorsal, qui est situé vers l'axe (Fig. 19 a).

En même temps que l'anneau initial floral initie les sépales, le futur pédoncule s'allonge et le méristème floral s'élargit considérablement en s'aplatissant (Fig. 20 b et c ; Pl. X, fig. 2 et 3). Pendant l'initiation des sépales, le test de Brachet montre une répartition moindre des acides nucléiques dans la zone apicale.

A la suite de l'initiation des sépales, et à la fin de leur croissance horizontale, avant que ceux-ci ne commencent leur croissance vers le haut, les pétales sont initiés à leur tour à l'intérieur des sépales, alors que le méristème apical est encore plus ou moins aplati (Fig. 20 c ; Pl. X, fig. 3 et 4). Un cordon de procambium qui desservira le pétale dorsal, est déjà visible sur la coupe représentée Pl. X, fig. 4 : la naissance du procambium des pétales semble donc être très précoce, comme pour les sépales.

Après la naissance des pétales, le méristème d'attente floral devient fonctionnel, et le méristème apical se bombe légèrement : entre les pièces périanthaires, il se montre réduit aux deux ou trois assises externes. C'est à partir de ce méristème apical que vont s'initier successivement les étamines et le pistil (ici formé d'un seul carpelle). Les cinq primordiums du premier cycle d'étamines apparaissent bientôt après les primordiums des pétales et s'initient à partir des assises externes périphériques du méristème apical, juste à l'intérieur des ébauches des sépales (Fig. 20 d et e ; Pl. XI, fig. 1 et 2). Très rapidement, les étamines du cycle interne naissent au contact des primordiums des étamines du cycle externe, vers l'intérieur, et à partir du méristème apical (Fig. 20 f ; Pl. XI, fig. 3), et leurs primordiums atteignent bientôt une taille comparable à ceux-ci, si bien que, souvent, les coupes montrent des bourrelets doubles au niveau des primordiums staminaux, lorsqu'elles ne sont pas exactement axiales pour une étamine de l'un ou l'autre cycle.

En même temps que surgissent les primordiums des étamines du cycle interne, le centre du méristème apical, qui était resté, jusqu'à ce stade, inutilisé, se bombe en dôme très prononcé grâce à des mitoses nombreuses,

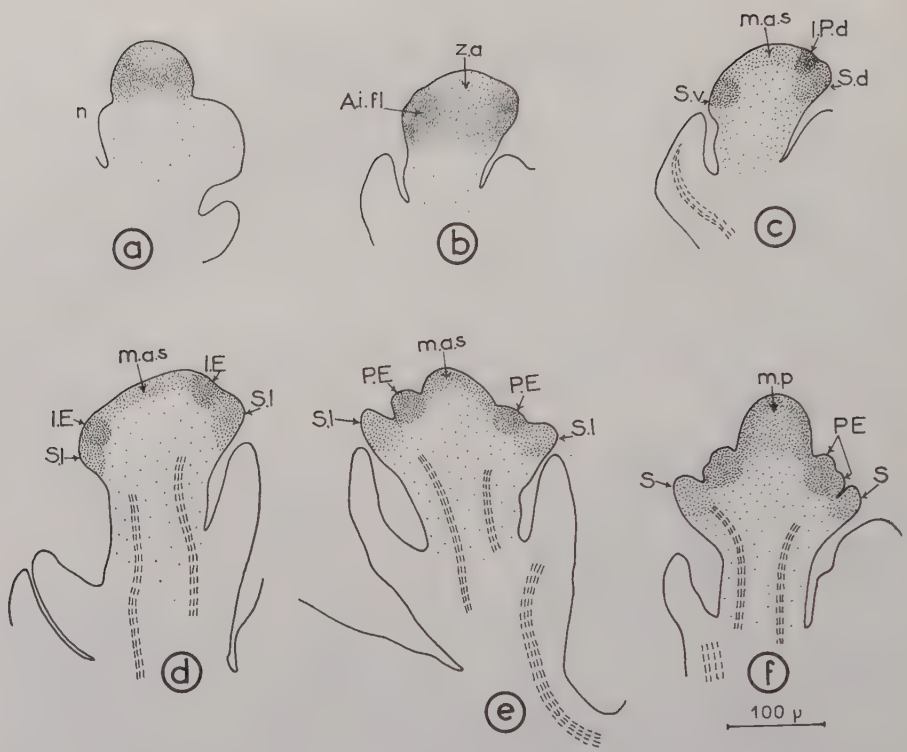


Fig. 20. — Ontogénie de la fleur.

a) Primordium floral zoné par dédifférenciation apicale se développant à l'aisselle de la dernière feuille initiée n. Ne serait-ce la précocité de l'initiation, ce primordium, à ce stade, est comparable à un primordium gemmaire végétatif.

b) Jeune bourgeon floral : le futur pédoncule commence à s'individualiser. La zonation de type végétatif persiste. On reconnaît un anneau initial floral (A. i. fl). La zone apicale (z. a) reste moins active. Le méristème floral s'est élargi : on est au début de l'initiation des sépales.

c) Bourgeon floral plus âgé coupé dans un plan parallèle à la surface des stipules. Initiation des sépales : à gauche, bord de l'initium du sépale ventral (S. v), à droite, initium d'un sépale dorsal (S. d). (La coupe n'est pas tout à fait axiale pour le sépale ventral). A l'intérieur de l'initium du sépale dorsal et à son contact, initiation du pétale dorsal (I. P. d) ou étendard (on ne voit, ici, que le bord de l'initium de ce pétale). La zonation de type végétatif qui avait persisté jusqu'à l'initiation des pétales a disparu : le méristème apical superficiel (m. a. s) est à présent homogène.

d) Le méristème floral s'est encore élargi et le pédoncule s'est allongé. Les sépales sont à l'état de primordium. La coupe est perpendiculaire au plan des stipules : ce sont les primordiums des deux sépales latéraux (S. l) qui sont visibles. A l'intérieur des sépales, initiation des étamines (I. E) du cycle externe. Le méristème apical superficiel (m. a. s) homogène devient fonctionnel.

e) Après la naissance des pétales, le méristème apical devenu fonctionnel s'est bombé. Les étamines du premier cycle se sont initiées à partir des assises externes périphériques de ce dernier (méristème staminal) : deux primordiums d'étamine (P. E) se développent à l'intérieur des ébauches des sépales latéraux (S. l). La coupe est perpendiculaire au plan des stipules.

f) Jeune fleur montrant les primordiums des étamines du cycle interne : ils se sont développés au contact des primordiums des étamines du cycle

et donne naissance au primordium du carpelle unique (Fig. 20 f ; Pl. XI, fig. 3).

Lorsque toutes les pièces florales sont ainsi ébauchées, elles vont se développer normalement pour former une fleur à ovaire supère (Fig. 19 b ; Pl. XI, fig. 4).

L'observation d'une fleur adulte (Pl. IV, fig. 2 et 3) montre un léger sillon annulaire à peine marqué, très haut sur le pédoncule ; à partir de ce niveau, d'ailleurs, le pédoncule s'infléchit brusquement et tend vers l'horizontale. Nous sommes vraisemblablement en présence ici d'une articulation. Cette articulation apparaît très tôt au cours du développement de la fleur. Les coupes longitudinales de fleurs ayant déjà édifié toutes leurs pièces florales (Fig. 19 b ; Pl. XI, fig. 4) nous la montrent sous forme d'un bourrelet annulaire formé par de grandes cellules parenchymatisées (Fig. 21).

L'apparition précoce de ce bourrelet pendant l'ontogenèse florale n'a pu être rattachée à une activité méristématique particulière des flancs du primordium floral avant l'initiation des sépales : ceux-ci sont, en effet, initiés avant que l'on trouve trace de ce bourrelet sur les coupes.

CONCLUSION

Des recherches que nous avons effectuées sur le *Lathyrus aphaca* L., et dont nous venons d'exposer les principaux résultats, deux faits essentiels sont à retenir :

1 — Le fonctionnement de l'anneau initial reste foncièrement identique à lui-même lorsque la plante passe de l'état végétatif à l'état reproducteur et continue d'initier, régulièrement, des feuilles dont la disposition, sur la tige, montre une phyllotaxie inchangée tout au long de la vie de la plante.

Il n'y a qu'une différence de précocité et de rapidité entre l'ontogenèse des primordiums gemmaires végétatifs et floraux. C'est également une rapidité moindre dans le développement des premiers primordiums floraux qui nous a amené à distinguer une *phase de transition* lors du passage de la plante à la phase reproductrice.

2 — Lors d'une initiation axillaire, il n'y a présence d'une *zone en*

---

externe, d'où l'apparence de bourrelets doubles que présentent les coupes au niveau des primordiums staminaux (P. E) lorsqu'elles ne sont pas tout à fait axiales pour les étamines de l'un ou l'autre cycle.

En même temps, le reste du méristème apical se bombe en dôme très prononcé et devient le méristème pistillaire (m. p) qui donnera naissance au carpelle unique.

(La formation des primordiums staminaux et carpellaire est très rapide par rapport au développement des sépales (S) qui ici ne sont encore qu'à l'état d'ébauches).

Fig. 21. — Coupe longitudinale axiale, au niveau de l'articulation, du pédoncule de la jeune fleur de *Lathyrus aphaca* L. représentée fig. 19 b. Les faisceaux conducteurs, encore à l'état presque uniquement de procambium (Prc), sont continus, à la différence de ce que l'on voit dans les zones d'abscission. L'articulation apparaît comme un bourrelet formé de cellules parenchymatisées. (Navachine-Hématoxyline).

écaille de cellules aplaties délimitant le futur initium du côté de l'apex, que lorsque l'initiation est très précoce, à l'aisselle de la feuille naissante encore à l'état de tout jeune primordium : donc lorsqu'elle suit de très près l'initiation de la feuille axillante, ce qui chez le *Lathyrus aphaca* L. n'est le cas que pour la fleur seulement.

La présence de la *zone en écaille* dépend donc, ici, de la proximité de l'initium gemmaire avec le méristème apical : elle isole le futur initium de ce méristème apical en régénération, et précède l'initiation gemmaire proprement dite. La *zone en écaille* est alors en contact avec la base de l'anneau initial en cours de restauration. Après la surrection du primordium foliaire, il y a régénération de l'anneau initial dirigée dans un sens acropète. La *zone en écaille* qui, par la forme et l'agencement de ses cellules, ressemble plus ou moins à un méristème intercalaire, s'initie à partir des cellules régénérées de la base de l'anneau initial.

DEUXIEME PARTIE

SPARTIUM JUNCEUM L.

A la différence du *Lathyrus aphaca* L., le *Spartium junceum* L. est une Papilionacée arbustive, dressée, atteignant normalement 2 à 5 mètres de haut. La plante présente de nombreux rameaux cylindriques effilés, finement striés, jonciformes, et en règle générale peu feuillés (une dizaine de feuilles au maximum, simples, entières, de petite taille et presque sans pétiole sont portées par chaque rameau). Ces rameaux proviennent du développement des bourgeons axillaires des feuilles de l'année précédente ; ils sont vert glauque et jouent un rôle de feuilles pour l'assimilation chlorophyllienne.

Presque tous les rameaux se terminent par une inflorescence en grappe, peu allongée, semblant le plus souvent indéfinie sans fleur terminale (Pl. I, fig. 1 et 2 ; Pl. XII, fig. 1). Cependant, il arrive que l'on trouve une fleur à l'extrémité de certaines grappes (Pl. XII, fig. 2). En fait, le cas du *Spartium* est assez spécial ; car, normalement, la plupart des méristèmes apicaux des rameaux reproducteurs meurent avant d'avoir produit leur fleur terminale (Pl. XII, fig. 1 et 3), comme meurent d'ailleurs également ceux des rameaux restés uniquement végétatifs ; on se trouve alors en présence d'une grappe semblant indéfinie comme celles que nous avions étudiées précédemment (101, 100). Mais certains méristèmes de rameaux reproducteurs continuent leur fonctionnement jusqu'à la production d'une fleur terminale (Pl. XII, fig. 2) et c'est alors à une grappe terminale définie que l'on a affaire. Chez ces grappes, les fleurs naissent à l'aisselle de bractées non persistantes qui tombent très rapidement. Chaque pédoncule floral montre les cicatrices d'insertion de deux préfeuilles. Une grappe terminale peut porter jusqu'à une quarantaine de fleurs au maximum, mais le plus fréquemment le nombre des fleurs se situe entre 10 et 20.

Les bourgeons terminaux des rameaux restés uniquement végétatifs meurent à la fin de l'été et tombent. C'est donc seulement par le développement, au printemps suivant, des bourgeons axillaires que l'arbuste poursuit sa croissance.

Le plus souvent, à l'aisselle des feuilles, se trouvent deux et même parfois trois bourgeons axillaires qui peuvent se développer en rameaux l'année suivante (Pl. XII, fig. 4 et 5). Cette plante présente des *bourgeons axillaires multiples,* ce qui favorise grandement le buissonnement.

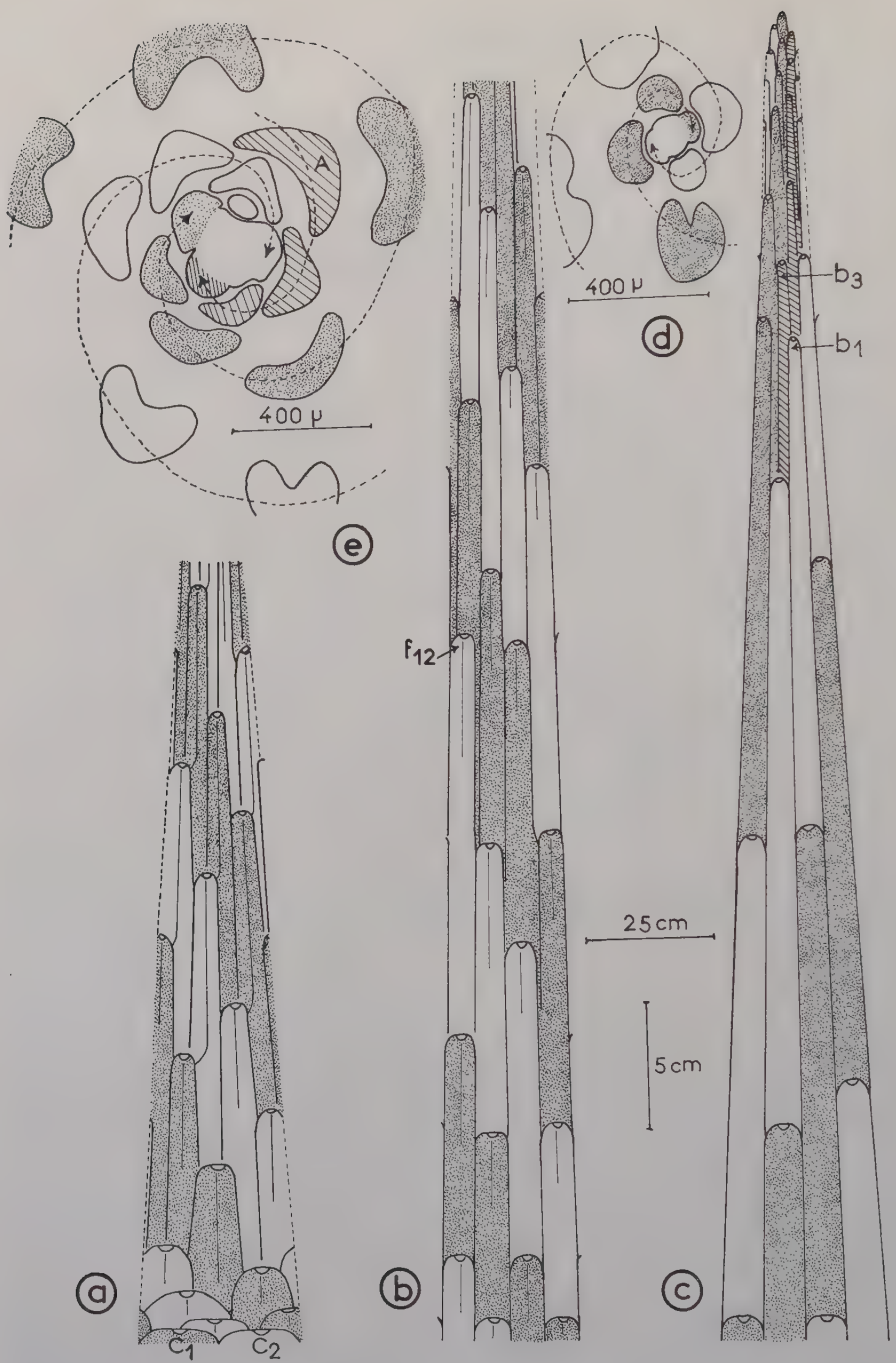


Fig. 22. — *Spartium junceum* L. Phyllotaxie.
a) Etalement dans un plan d'une jeune tige issue de germination, avec représentation semi-schématique des segments foliaires. Les feuilles sont alternes

1 — PHYLLOTAXIE

a — Tige principale et rameaux axillaires végétatifs

Sur les pousses issues de germination (Pl. XII, fig. 6) les feuilles, simples et entières, sont alternes et présentent entre elles un angle de divergence de 2/5. L'étude des contacts parastiques et des segments foliaires, assez difficiles à repérer, montre que les feuilles peuvent être réparties sur deux hélices foliaires (Fig. 22 a), la contiguïté entre les segments foliaires d'une même hélice se réalisant par juxtaposition dans la plupart des cas, avec parfois apparition d'un léger chevauchement. Le sens d'enroulement des deux hélices est imposé le plus souvent par le manque de contact entre les segments foliaires de deux feuilles voisines sur la tige : il peut être soit dextre, soit senestre suivant les échantillons.

Sur les rameaux axillaires qui se développent sur l'arbuste adulte, nous retrouvons le même nombre d'hélices : les feuilles, toujours simples et entières, sont également disposées suivant deux hélices foliaires. Mais,

---

et réparties suivant deux hélices foliaires. La contiguïté entre les segments foliaires d'une même hélice s'effectue par juxtaposition. Angle de divergence de 2/5. C_1 et C_2 : les deux cotylédons.

b) Etalement dans un plan d'un rameau axillaire. Les premières feuilles formées réparties suivant deux hélices foliaires montraient une disposition opposée-décussée presque parfaite. Par la suite, le synchronisme de fonctionnement des deux centres générateurs s'est altéré, et c'est une disposition alterne banale, de même type que celle que l'on trouve sur les plants issus de germination, qui apparaît ici, après la douzième feuille f_{12}. C'est toujours une contiguïté par juxtaposition qui existe entre les feuilles d'une même hélice. Le nombre des hélices foliaires ne varie pas le long du rameau et reste égal à deux.

c) Etalement dans un plan d'un rameau reproducteur avec représentation semi-schématique des segments foliaires et bractéaux : b_1 première bractée ; b_3 troisième bractée marquant le départ de la troisième hélice. Seule les deux premières feuilles sont ici bien opposées ; ensuite dans la portion végétative du rameau, les feuilles disposées suivant deux hélices foliaires sont alternes avec une divergence de 2/5, alors que dans la partie la plus élevée transformée en grappe terminale, les bractées, alternes également, montrent une divergence de 3/8 et se répartissent suivant trois hélices bractéales.

d) Coupe transversale dans le sommet d'un rameau axillaire encore uniquement végétatif, mettant en évidence les deux hélices foliaires senestres. Remarquer que la disposition des feuilles n'est pas strictement opposée-décussée.

e) Coupe transversale dans le sommet d'un rameau inflorescentiel montrant l'apparition en A de la troisième hélice bractéale. Les hélices sont de sens senestre. Les deux hélices foliaires se continuent par deux des trois hélices bractéales.

souvent, les premières feuilles apparaissant sur ces rameaux ne montrent pas une disposition alterne, mais, au contraire, une disposition opposée décussée qui est d'ailleurs plus ou moins parfaite ; un certain décalage vertical peut exister entre l'insertion des deux feuilles correspondant normalement à un même verticille (Fig. 22 b) ; de plus, les insertions peuvent ne pas se faire face exactement et de légers chevauchements s'en suivre. Le plus souvent en s'éloignant de l'insertion des rameaux, la disposition alterne s'installe progressivement, le synchronisme de fonctionnement des deux centres générateurs de feuilles des deux hélices disparaissant (Fig. 22 b) ; on retrouve alors l'angle de divergence de 2/5. Toutefois une légère variation de cet angle peut intervenir, les insertions des feuilles qui se suivent pouvant quelque peu se rapprocher ou s'éloigner latéralement : de toutes façons ce ne sont que des perturbations légères, mais suffisantes pour faire rejeter l'idée de l'arrangement des feuilles suivant quatre orthostiques à la base. Cette disposition typiquement alterne retrouvée persiste jusqu'à l'extrémité du rameau dans le cas où celui-ci reste uniquement végétatif.

b — Rameaux terminés par une grappe

Au contraire chez les rameaux qui, d'abord végétatifs, deviennent ensuite reproducteurs et se terminent par une grappe simple définie ou indéfinie sans fleur terminale (Pl. I, fig. 1 et 2), il n'en est pas de même. Si à la base du rameau reproducteur, dans sa portion végétative, on retrouve les feuilles réparties suivant deux hélices foliaires et en position le plus souvent opposée-décussée (Fig. 22 c), par contre, dans la portion terminale reproductrice de ce même rameau, les bractées qui naissent à la suite des feuilles présentent entre elles un angle de divergence de 3/8 et non plus de 2/5 (Fig. 22 c) : on ne peut plus expliquer la disposition des bractées florales à l'aide de deux hélices bractéales seulement. Le repérage des contacts parastiques et l'étude de la contiguïté entre les segments bractéaux amènent à affirmer la présence de trois hélices bractéales dans la grappe terminale des rameaux reproducteurs du *Spartium junceum* L.

Si l'on suit la répartition des feuilles, puis des bractées, le long d'un rameau reproducteur, en passant de sa partie végétative à sa partie inflorescentielle, on constate que l'on peut continuer les deux hélices foliaires présentes à la base du rameau dans la grappe terminale, où elles deviennent deux des trois hélices bractéales (Fig. 22 c). La troisième hélice bractéale apparaît subitement au niveau du passage de la phase végétative à la phase inflorescentielle ; c'est toujours par une bractée florale axillant l'une des trois premières fleurs de la grappe que débute cette troisième hélice ; le plus souvent d'ailleurs elle naît avec la bractée de la troisième fleur, mais ce n'est pas une règle immuable.

Parfois les deux premières fleurs de la grappe terminale naissent, non pas à l'aisselle de bractées, mais à l'aisselle des deux dernières feuilles normales qui se trouvent portées par le rameau, la première bractée n'apparaissant que pour axiller la troisième fleur seulement (Pl. I, fig. 3).

De telles observations viennent appuyer l'interprétation de deux des trois hélices bractéales comme étant la continuation pure et simple des deux hélices foliaires.

c — Coupes transversales

Les coupes transversales effectuées dans la portion apicale d'un rameau encore uniquement végétatif viennent également confirmer la présence de deux hélices foliaires seulement (Fig. 22 d) ; l'angle d'insertion de chaque feuille est approximativement de 90°, et les segments foliaires occupent chacun, à peu de chose près, le quart de la circonférence des rameaux. La coupe représentée fig. 22 d montre que la disposition opposée-décussée n'est pas parfaite : les ébauches foliaires d'un même verticille ne se font pas exactement face, et leur taille n'est pas toujours exactement la même. Le fonctionnement des deux centres générateurs n'est pas rigoureusement synchrone, et conduit plutôt à la formation de pseudo-verticilles qu'à celle de verticilles véritables (pour la commodité de l'exposé, nous conserverons cependant le terme de verticille).

Par contre, les coupes transversales effectuées dans un sommet inflorescentiel (Fig. 22 e) sont bien en accord avec la présence de trois hélices bractéales dans la grappe terminale ; l'angle d'insertion des bractées n'est, lui, que de 72° environ, et les segments bractéaux n'occupent chacun approximativement que le cinquième de la circonférence de la tige. Il est à noter que la taille du méristème apical augmente en passant de la phase végétative à la phase inflorescentielle (140 μ de diamètre dans l'inflorescence, contre 100 μ seulement pour l'apex végétatif).

A la différence du monopode florifère que représentait le *Lathyrus aphaca* L., il y a vraisemblablement, chez le *Spartium junceum* L., formation d'un nouveau centre générateur dans le point végétatif, lors du passage de la phase végétative à la phase inflorescentielle, sans qu'il y ait de modification importante dans le fonctionnement des deux centres préexistants. Toutefois, l'angle d'insertion de la bractée (72° environ) est plus faible que celui de la feuille (90° environ), et l'augmentation du nombre des hélices, lorsque l'on passe de la phase végétative à la phase reproductrice, semble être en rapport avec cette diminution de l'angle d'insertion des productions latérales de l'apex (38). Peut-être la diminution de cet angle est-elle due, également, à l'augmentation du diamètre du méristème apical.

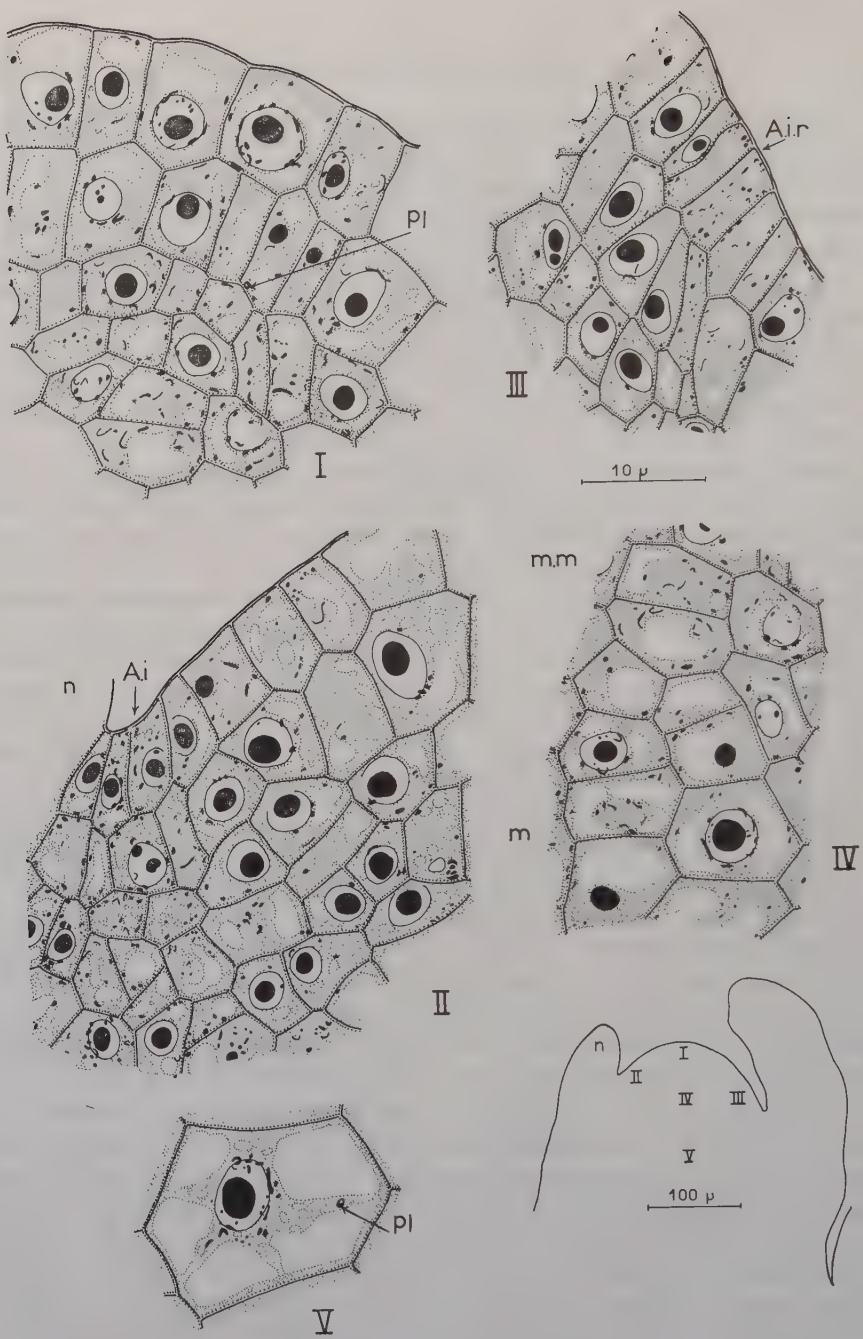
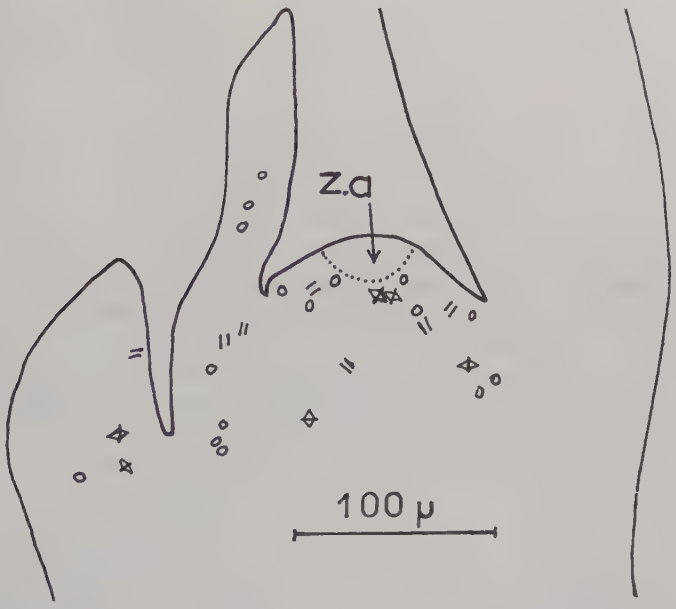


Fig. 23. — Caractères cytologiques des différents territoires du point végétatif du *Spartium junceum* L. Coupe longitudinale. (Regaud-Hématoxyline).
I : Tunica bisériée et corpus (méristème d'attente peu méristématique). Noter l'abondance des vacuoles. Chondriome assez épais principalement représenté par des filaments et des bâtonnets. De rares plastes (pl) sont visibles.



O : prophase ; ⊕ : métaphase ; = : anaphase ou télophase.

Fig. 24. — Coupe longitudinale du point végétatif. Relevé de mitoses mettant en évidence la zone apicale inactive (z. a) (méthode de superposition des coupes).

2 — FONCTIONNEMENT DU MERISTEME APICAL DURANT LA PHASE VEGETATIVE

(99) (101)

Le *Spartium junceum* L. montre un point végétatif de type classique. Que l'on observe en coupe longitudinale le sommet de la tige principale issue de germination, ou bien un sommet de rameau axillaire, dans les deux cas le point végétatif est bombé et mesure en moyenne 45 à 50 µ en

---

II : Cellules de l'anneau initial (A. i) qui n'ont pas été utilisées lors de l'initiation de la feuille n. La restauration va commencer.

III : Cellules de l'anneau initial restauré (A. i. r).

(En II et III l'état plus méristématique des cellules de l'anneau initial est marqué surtout par le chondriome ponctiforme et la réduction du système vacuolaire).

IV : Méristème médullaire (m. m) et premières cellules de la moelle (m).

V : Cellule typique de la moelle ayant perdu tous caractères méristématiques. (pl : plaste).

hauteur sur 90 à 110 μ en largeur (Pl. XIII, fig. 1 b et Fig. 24). On peut y reconnaître deux assises tunicales nettement individualisées, recouvrant un corpus réduit sous lequel se distingue le méristème médullaire (Pl. XIII, fig. 1 b ; Fig. 23).

Les moyens d'étude classiques permettent de localiser les régions actives : tous [étude cytologique (Fig. 23), répartition des mitoses (Fig. 24), chromophilie (Pl. XIII, fig. 1 b), répartition des acides ribonucléiques par l'utilisation du test de Brachet (Pl. XIII, fig. 2)] concordent et montrent que l'activité se situe principalement dans les flancs du point végétatif, et l'on peut interpréter classiquement celui-ci comme présentant un anneau initial organogène, un méristème d'attente formé de cellules plus différenciées et un méristème médullaire.

L'initiation d'une feuille est latérale et est annoncée par des divisions périclines sous-épidermiques (Fig. 25) dans la deuxième assise, au niveau

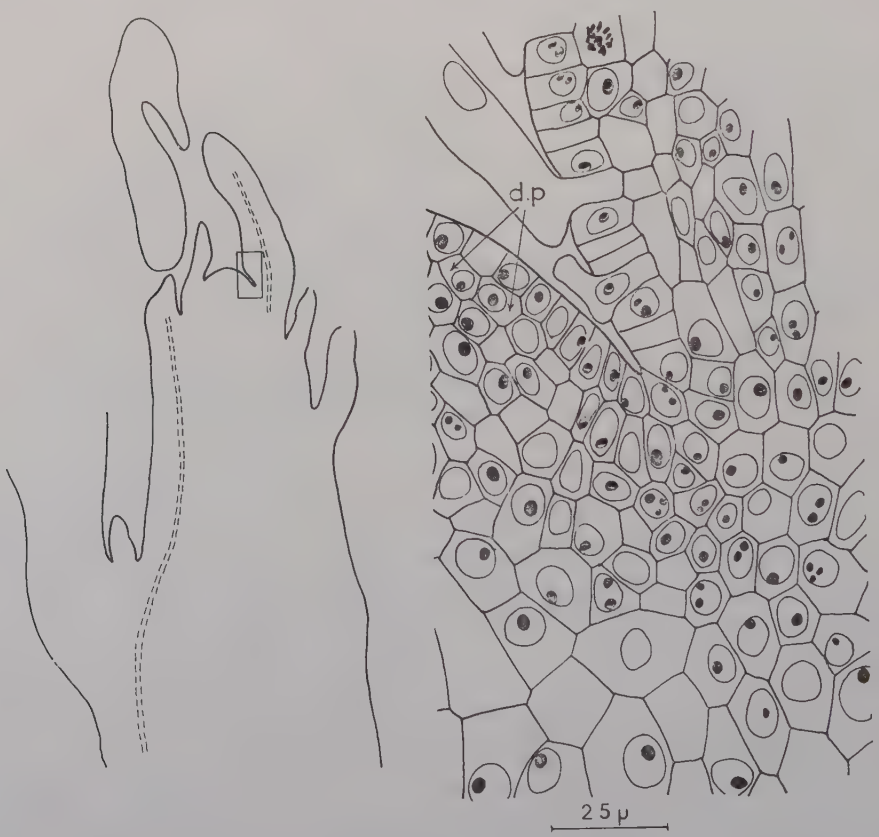


Fig. 25. — Coupe longitudinale d'un point végétatif : divisions périclines sous-épidermiques (d. p) dans l'anneau initial, annonçant l'initiation d'une nouvelle feuille. (Navachine-Hématoxyline).

de l'anneau initial. Le soubassement foliaire s'épaissit normalement avant la surrection de l'ébauche (Pl. XIII, fig. 3).

L'étude des coupes transversales (Fig. 22 d) met en évidence le fonctionnement plastochronique de ce point végétatif et la présence de deux centres générateurs de feuilles qui parcourent l'anneau initial d'un mouvement régulier. Chacun des secteurs de l'anneau initial traverse ainsi successivement les trois phases classiques (morphogène, de régénération et de repos relatif) établies par Bersillon (5).

Il est à remarquer, en outre, sur les coupes longitudinales (Pl. XIII, fig. 1 a), que la moelle prend rapidement une grande extension, et que ce n'est que postérieurement aux initiations foliaires que les entre-nœuds s'allongent beaucoup (l'écartement des feuilles est, en effet, très important, principalement sur les rameaux axillaires).

En conclusion, le point végétatif du *Spartium junceum* L. présente une zonation caractéristique avec anneau initial organogène, et montre un fonctionnement plastochronique typique avec deux centres générateurs de feuilles.

3 — ONTOGENESE DES BOURGEONS AXILLAIRES VEGETATIFS

Nous avons vu plus haut, lors de la présentation de la plante (Pl. XII, fig. 4 et 5), que parfois le *Spartium junceum* L. montre, à l'aisselle d'une feuille, deux, et même trois rameaux axillaires qui se développent : ce sont des rameaux multiples. Il est donc indispensable d'étudier l'ontogenèse de ces bourgeons axillaires multiples et d'essayer de voir les rapports qui existent entre eux.

A — Ontogenèse d'un bourgeon axillaire simple ou du premier bourgeon d'un groupe de bourgeons axillaires multiples

Tout comme chez le *Lathyrus aphaca* L., lors de l'étude des plants issus de germination, nous n'avons pas repéré d'initiation axillaire à l'aisselle des dernières feuilles naissantes. Un certain laps de temps s'écoule donc entre l'initiation de la feuille et celle de son bourgeon axillaire.

Le primordium gemmaire le plus proche de l'apex n'est visible qu'à l'aisselle des feuilles n-6 ou n-7 ; il se présente comme un massif très méristématique et indifférencié (Fig. 26) : vacuoles assez réduites, nucléoles volumineux, chondriome sous forme de grains ou de filaments. Le méristème médullaire s'installe relativement tôt au cours du développement du primordium gemmaire.

L'initium gemmaire dernier formé, le plus proche de l'apex, se trouve,

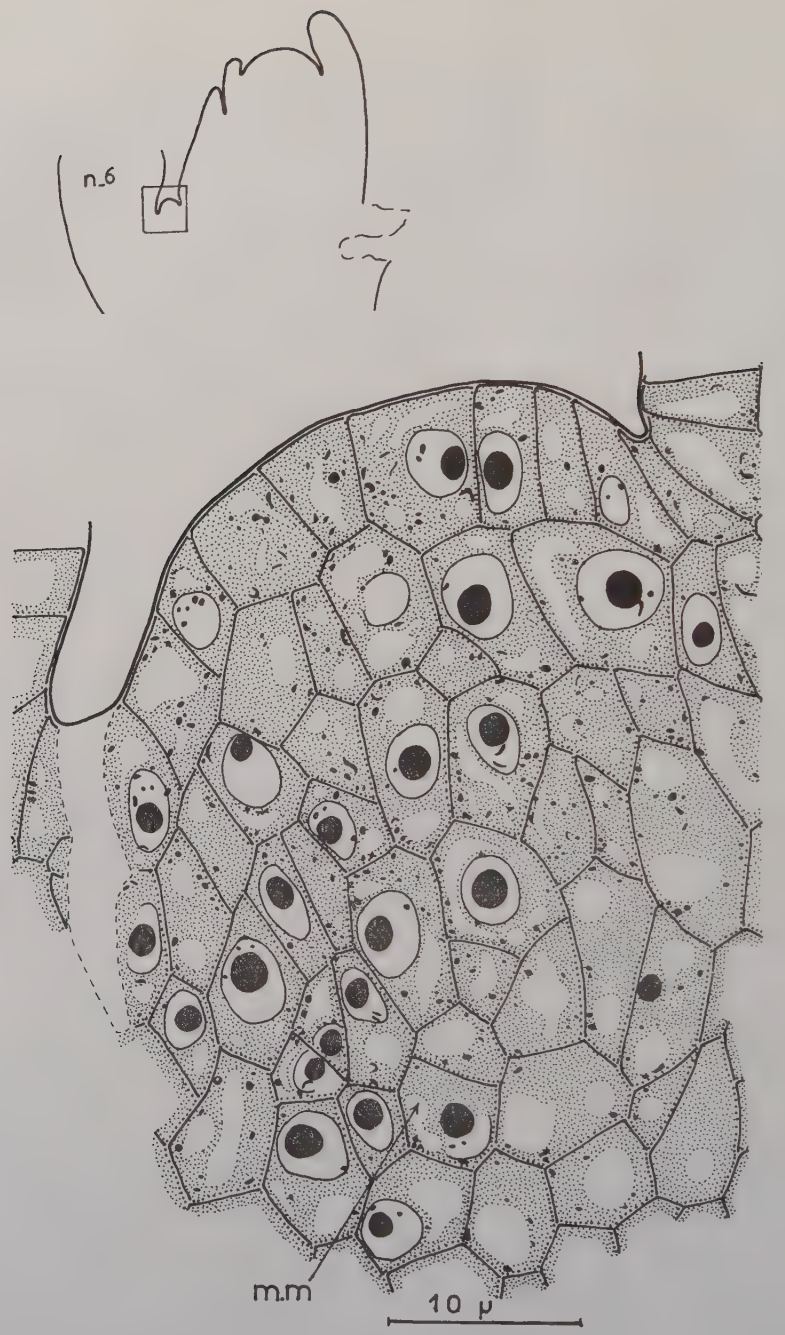


Fig. 26. — Jeune primordium gemmaire à l'aisselle de la feuille n-6 d'un plant issu de germination (Regaud-Hématoxyline) : c'est un massif méristématique et indifférencié (chondriome principalement ponctiforme, système vacuolaire encore relativement réduit) ; seul le méristème médullaire (m. m) du futur bourgeon commence à peine à s'individualiser.

lui, à l'aisselle des feuilles n-2 ou n-3 (Fig. 28 a ; Pl. XIV, fig. 1). C'est un îlot de cellules peu différenciées dont l'état méristématique a persisté : les vacuoles sont relativement de petite taille, les nucléoles plus volumi-

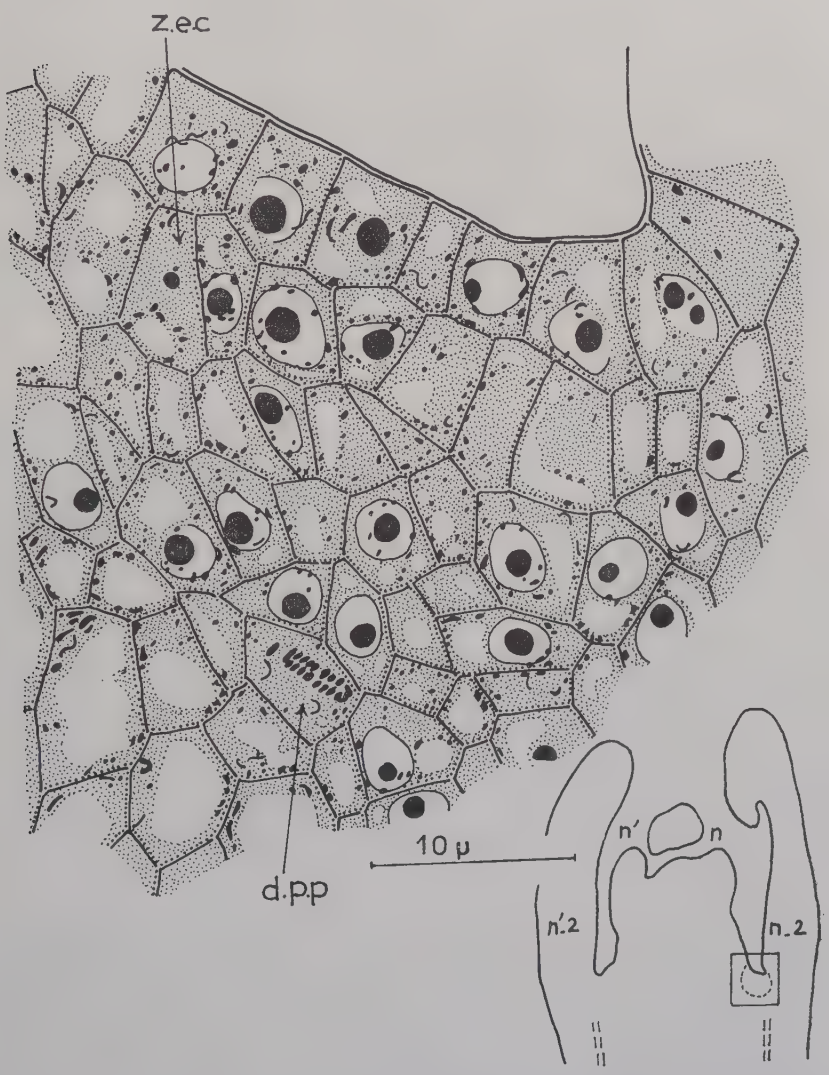


Fig. 27. — Initium gemmaire à l'aisselle d'une feuille du verticille Vn-2 d'un rameau axillaire (Regaud-Hématoxyline). Les cellules montrent un état méristématique certain par leur chondriome et leur système vacuolaire. Toutefois les nucléoles sont encore relativement de petite taille. Les cellules de la zone en écaille (z. ec) toujours visible, à gauche, perdent leur forme aplatie.
d. p. p : division péricline profonde marquant le début de la formation de l'initium.

neux que ceux des cellules voisines différenciées, le chondriome est principalement ponctiforme. A son début, la formation de l'initium gemmaire est marquée par une reprise d'activité des cellules, une légère dédifférenciation, et se signale surtout par l'apparition de divisions périclines profondes (Fig. 27 et 28 a) préludant à la surrection du futur primordium.

Donc, en fait, le bourgeon axillaire est initié avec trois ou quatre plastochrones de retard sur l'initiation de la feuille axillante. D'autre part, à nouveau trois ou quatre plastochrones séparent cet initium gemmaire de l'état de primordium gemmaire naissant.

Ainsi, en général, ce premier bourgeon axillaire est initié sans que l'on trouve trace de la formation préalable d'une zone en écaille. Ceci est bien mis en évidence par la fig. 28 a qui correspond à l'initiation d'un bourgeon axillaire à l'aisselle d'une feuille n-3 d'une tige principale issue de germination et chez laquelle donc les feuilles, au nombre de huit pour

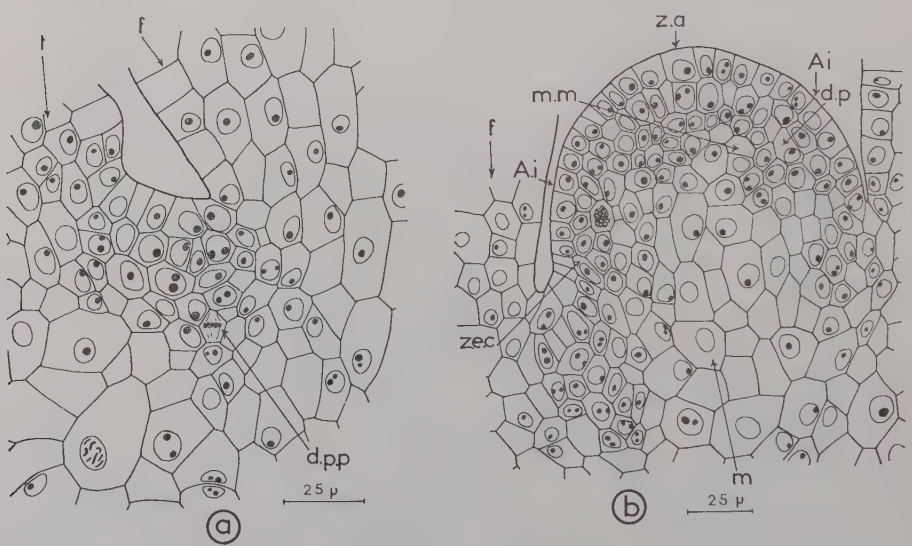


Fig. 28. — a) Initium gemmaire à l'aisselle de la feuille n-3 d'une tige de *Spartium junceum* L. issue de germination et qui montrait huit feuilles bien développées. (Navachine-Hématoxyline). Aucune trace de zone en écaille n'est visible.

d. p. p : division péricline profonde annonçant la formation de l'initium ; f : feuille ; t : tige.

b) Primordium du bourgeon B_1 développé à l'aisselle de la feuille n-9 d'une tige qui portait treize feuilles bien développées.

Structure de point végétatif normal :

A. i : anneau initial ; d. p : divisions périclines sous-épidermiques préludant à l'initiation d'une feuille ; m : moelle ; m. m : méristème médullaire ; z. a : zone apicale inactive ; z. ec : ébauche de la zone en écaille qui précédera l'initiation du bourgeon de 2e ordre B_2. (Remarquer à l'aisselle de la feuille sous les cellules qui formeront cette zone, un îlot de cellules moins différenciées au sein desquelles naîtra l'initium de B_2).

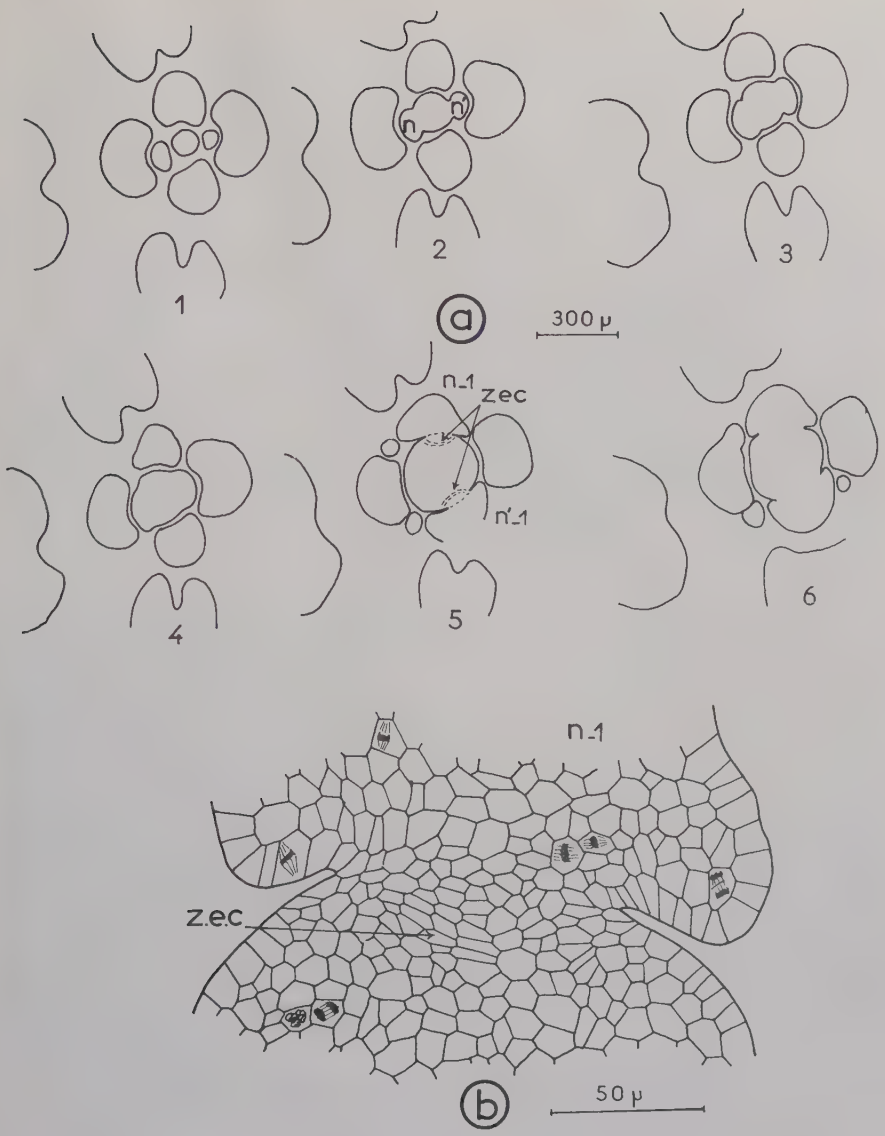


Fig. 29. — Coupes transversales effectuées au voisinage du sommet, dans un rameau végétatif adulte. (Navachine-Hématoxyline).

a) Série descendante de coupes mettant en évidence la disposition des feuilles plus ou moins opposées-décussées en pseudo-verticilles. Noter en 5 l'apparition d'une zone en écaille (z. ec) au niveau de l'insertion de chacune des deux feuilles du pseudo-verticille Vn-1. Ces deux zones en écaille sont très nettement localisées, puisque en 6, coupe située 5 µ plus bas, on ne les retrouve plus.

b) Détail au niveau de l'insertion de la feuille n-1 du pseudo-verticille Vn-1. La zone en écaille apparaît très nettement, délimitant un petit massif de cellules (futur initium gemmaire).

l'exemple choisi, sont en disposition alterne. Quatre plastochrones séparent l'initiation du bourgeon axillaire de celle de la feuille axillante. Par contre, il est à remarquer que lorsque l'initiation axillaire a lieu à l'aisselle de feuilles à disposition presque opposée-décussée sur des rameaux axillaires adultes, ce qui est le cas pour l'initium représenté fig. 27, une *zone en écaille* apparaît, plus ou moins bien individualisée d'ailleurs. Or il est significatif que, dans ce cas, le retard de l'apparition de l'initium à l'aisselle de la feuille axillante peut être assimilé à un seul plastochrone environ, du fait du synchronisme de fonctionnement des deux centres générateurs de feuilles. Les cellules de la zone en écaille sont déjà élargies, car elles s'étaient individualisées pendant la surrection des feuilles du verticille Vn-1 et donc au contact de la base de la portion de l'anneau initial qui a donné naissance depuis aux deux feuilles du verticille Vn. On retrouve d'ailleurs, sur les coupes transversales de sommets de rameaux végétatifs adultes, la présence de cette zone en écaille délimitant le futur initium gemmaire à l'aisselle des feuilles du deuxième verticille Vn-1 (Pl. XVI, fig. 1 ; Fig. 29).

Le primordium de ce bourgeon, qui pourra être le premier d'une série de bourgeons multiples et que de ce fait nous appellerons B_1, se développe rapidement et acquiert une structure apicale identique à celle du point végétatif terminal, alors qu'il va produire ses premières feuilles (Fig. 28 b ; Pl. XIV, fig. 2). A ce moment il se trouve à l'aisselle des feuilles n-8 ou n-9 chez les tiges principales issues de germination. Ce méristème axillaire initie ses feuilles normalement, par des divisions périclines sous-épidermiques. Dans le cas des rameaux à feuilles plus ou moins opposées-décussées, les bourgeons axillaires sont à l'état de primordium indifférencié à l'aisselle des feuilles du verticille Vn-2 ou Vn-3 et ils sont structurés à l'aisselle des feuilles du verticille Vn-4.

En règle générale, ces bourgeons axillaires B_1 arrêtent alors leur développement et ne le reprendront qu'au printemps suivant pour donner des rameaux axillaires.

B — Ontogenèse des bourgeons axillaires multiples

Bien que, lorsque l'on observe un plant de *Spartium junceum* L., on ne voie des rameaux axillaires multiples bien développés qu'à l'aisselle de quelques feuilles seulement, l'étude de l'ontogenèse gemmaire montre que, cependant, ce sont toutes les feuilles qui axillent des méristèmes axillaires multiples.

En même temps que le premier bourgeon axillaire B_1, qui se développe normalement, forme ses deux premières feuilles, à sa base, entre lui et sa feuille axillante, un îlot de cellules méristématiques se trouve isolé par une *zone en écaille* de cellules aplaties (Fig. 30 a, a' et b ; Pl. XV, fig. 1) :

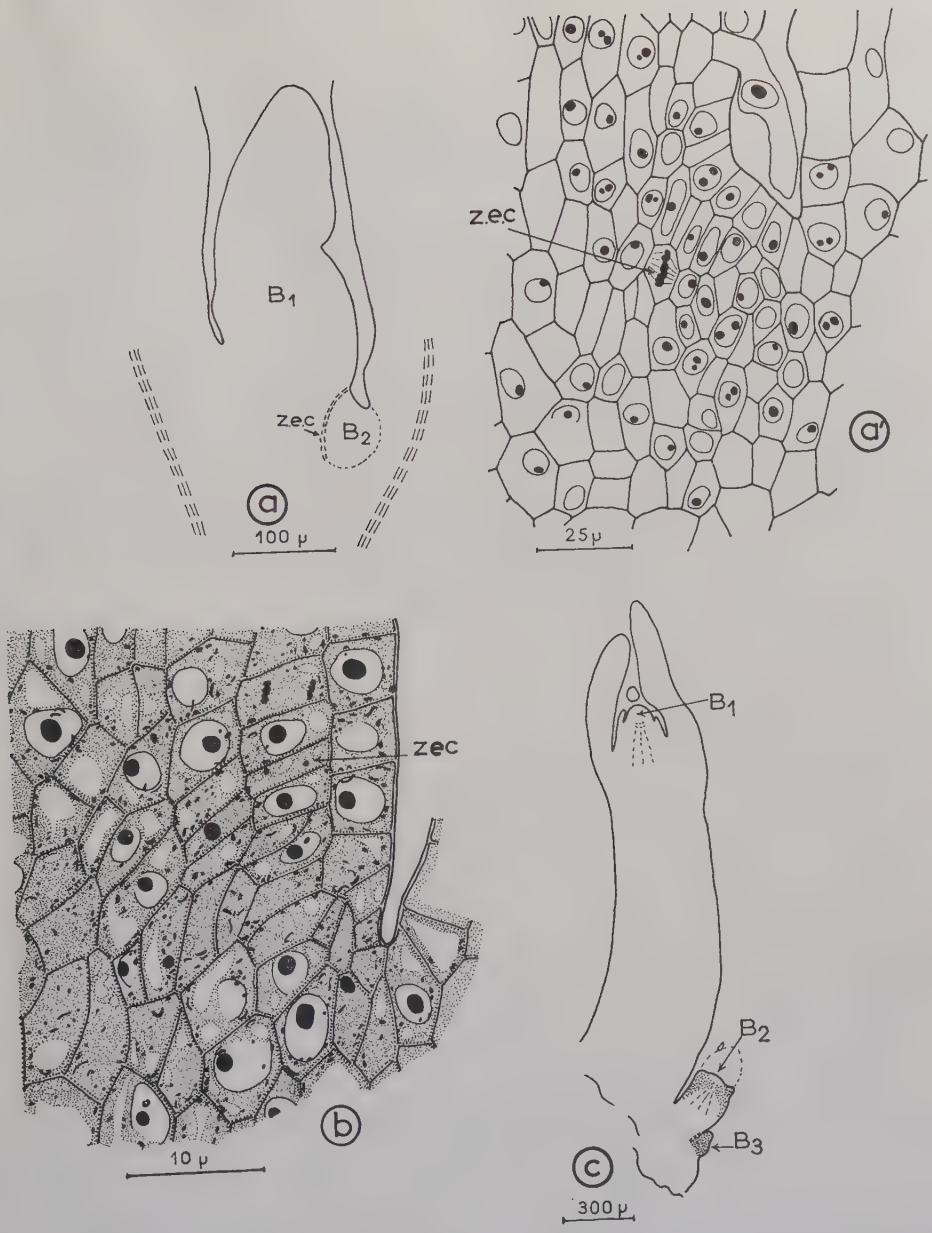


Fig. 30. — a et a') Initiation du bourgeon de deuxième ordre B_2 vue en coupe longitudinale. (Navachine-Hématoxyline). L'apparition de la zone en écaille (z. ec) isolant le futur initium surnuméraire est antérieure aux divisions périclines profondes qui naîtront dans l'îlot de cellules ainsi délimité.

b) Caractères cytologiques en coupe longitudinale, des cellules de la zone en écaille isolant le futur initium du bourgeon de deuxième ordre B_2. (Regaud-Hématoxyline). Remarquer l'état méristématique plus prononcé dans ces cellules (chondriome ponctiforme, vacuoles réduites), que dans celles constituant l'îlot sous-jacent qu'elles limitent, et qui montrent encore un état légèrement différencié (vacuoles plus importantes, et surtout chondriome constitué d'éléments plus volumineux parmi lesquels dominent les formes filamenteuses).

c) Groupe de bourgeons multiples B_1, B_2 et B_3 développés à l'aisselle d'une même feuille.

c'est l'initium d'un bourgeon axillaire de deuxième ordre B_2. L'initiation de ce bourgeon B_2 est caractérisée d'abord par des divisions anticlines qui vont donner naissance à la zone en écaille, puis par des divisions périclines profondes à partir desquelles s'édifiera le primordium gemmaire. Le test de Brachet (Pl. XIV, fig. 2) met en évidence que les cellules de la zone en écaille, ainsi que celles du futur initium de B_2, quoique riches en acides nucléiques, le sont cependant moins que les cellules de l'anneau initial de B_1.

D'autre part une constatation importante mérite de retenir notre attention : c'est au contact des cellules régénérées de la base de l'anneau initial du point végétatif du bourgeon B_1 que s'individualise la zone en écaille qui isolera l'initium du bourgeon axillaire de deuxième ordre B_2 (Pl. XIV, fig. 2 ; Fig. 28 b). Autre point à noter, cette zone en écaille n'entoure pas complètement l'îlot de cellules qu'elle isole : la nappe de cellules aplaties qui la constitue reste strictement localisée entre cet îlot et la base de l'anneau initial du bourgeon B_1. Comme, en règle générale, le jeune bourgeon axillaire B_1 arrête bientôt son développement, ce deuxième bourgeon B_2 fait de même et va rester à l'état d'initium jusqu'à la reprise d'activité au printemps suivant. A ce moment, B_1 se développera en rameau axillaire, alors que l'initium de B_2 se transformera en primordium, puis en tout jeune bourgeon qui produira deux à quatre feuilles avant d'arrêter pour la seconde fois son activité (Fig. 30 c ; Pl. XV, fig. 2 a et 2 b). Ce bourgeon axillaire B_2 se développe assez rarement en rameau axillaire de deuxième ordre : lorsqu'il le fait, ce peut être soit l'année même où le bourgeon B_1 se transforme en rameau, soit l'année suivante.

Lorsque le bourgeon B_1 se développe en rameau anticipé l'année de son initiation, l'initium de B_2 se transforme aussitôt en primordium puis en jeune bourgeon qui produit deux à quatre feuilles.

Parfois comme nous l'avons vu (Pl. XII, fig. 4 et 5) on remarque qu'à l'aisselle de certaines feuilles ce sont trois rameaux axillaires et non deux qui sont présents : ceci arrive principalement lorsque le bourgeon B_1 s'est développé directement en rameau anticipé l'année même de sa formation. Dans ce cas, en même temps que B_2 se transforme en jeune bourgeon initiant ses deux premières feuilles, un initium gemmaire de troisième ordre B_3 prend naissance entre la base de B_2 et la feuille axillante commune (Pl. XV, fig. 2 a et 2 b ; Fig. 30 c), aux dépens d'un îlot de cellules restées méristématiques. Ici encore, une *zone en écaille* de cellules aplaties s'est individualisée au contact de l'anneau initial du bourgeon B_2, et a ainsi isolé l'îlot de cellules méristématiques à partir duquel naîtra l'initium de B_3.

Ce troisième bourgeon B_3 dépasse rarement le stade primordium, et souvent reste même à l'état d'initium. Parfois, cependant, il peut poursuivre son développement et se transformer en jeune bourgeon axillaire, pouvant former deux feuilles, et s'allonger en tout petit rameau axillaire

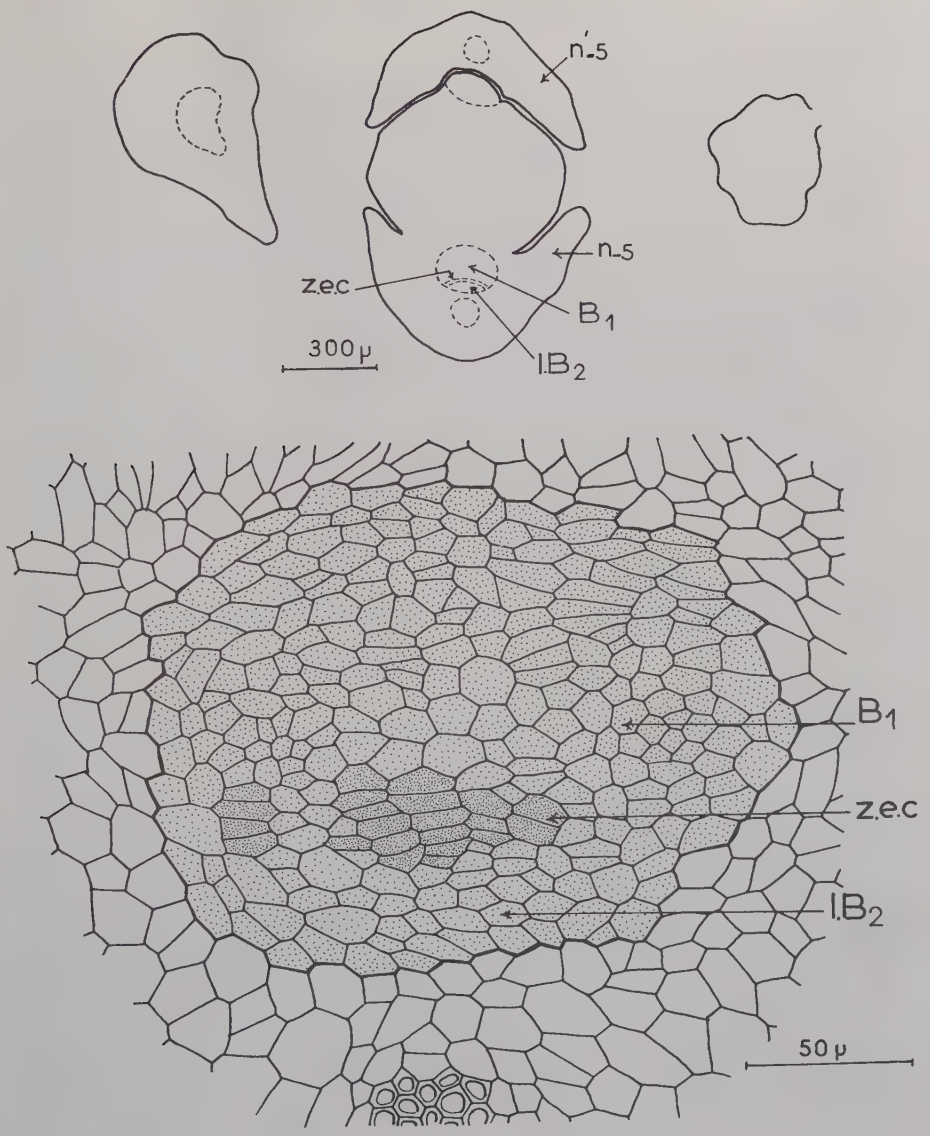


Fig. 31. — Coupe transversale effectuée à la base de l'insertion de l'une des deux feuilles du verticille Vn-5 d'un rameau. (Navachine-Hématoxyline).

L'îlot de cellules correspondant à la section des tissus du bourgeon axillaire de premier ordre B_1 est nettement délimité ; on y remarque, du côté de la feuille, des cellules aplaties disposées en rangées régulières, formant une zone en écaille (z. ec) isolant un massif de cellules qui deviendra l'initium (I. B_2) du bourgeon surnuméraire de deuxième ordre B_2.

(En pointillé lâche : cellules du bourgeon B_1 ; en pointillé serré : zone en écaille).

de troisième ordre l'année qui suit celle du développement du bourgeon de premier ordre B_1 (Pl. XII, fig. 4 et 5 ; Pl. XV, fig. 3).

L'étude des coupes transversales (Pl. XVI ; Fig. 31) vient confirmer l'apparition de la *zone en écaille* au début de toute initiation d'un bourgeon axillaire surnuméraire ; cette zone se présente comme formée d'une ou deux files de cellules aplaties, parfois trois files par endroit, qui délimitent un îlot de cellules méristématiques vers la feuille à la base du bourgeon précédent.

De cette étude de l'ontogenèse des bourgeons axillaires multiples qui naissent chez le *Spartium junceum* L., nous pouvons déjà essayer de tirer quelques conclusions :

— L'initiation d'un bourgeon d'ordre inférieur est directement dépendante de l'état de développement du bourgeon axillaire d'ordre immédiatement supérieur ; l'initiation d'un bourgeon axillaire de deuxième ordre B_2 correspond au début du fonctionnement de l'anneau initial du bourgeon de premier ordre B_1.

— Le mode d'initiation des différents bourgeons axillaires multiples n'est pas identique pour tous : l'initiation de B_1 diffère dans certains cas de celle de B_2 et de B_3, contrairement à ce que l'on a pu voir chez d'autres plantes présentant également des bourgeons axillaires multiples telles que le *Fraxinus excelsior* L. (64) par exemple. Chez les tiges principales issues de germination le premier bourgeon axillaire B_1 s'initie relativement loin de l'apex, aux dépens de cellules ayant encore conservé des caractères méristématiques, mais qui ont déjà cependant été le siège d'une légère différenciation, et qui sont séparées du méristème apical par des cellules également différenciées ne pouvant se recloisonner très activement : seule une dédifférenciation préludant à la reprise d'activité de ces cellules est perceptible au moment où les divisions périclines profondes apparaissent annonçant l'initium gemmaire. Toutefois, pour le Frêne, il serait intéressant de savoir comment s'initient les bourgeons axillaires chez les plants issus de germination, ce qui n'a pas été étudié.

Par contre, à l'aisselle des feuilles des rameaux végétatifs adultes, à feuilles opposées-décussées, ce bourgeon B_1 s'initie plus près de l'apex à partir de cellules très méristématiques et une zone en écaille vient alors isoler les cellules du futur initium axillaire de celles du méristème apical.

— D'autre part, les deuxième et troisième bourgeons, B_2 et B_3, sont initiés aux dépens de cellules restées plus méristématiques encore, situées très près du méristème apical du bourgeon précédent ; les mitoses orientées, grâce auxquelles s'installe une zone en écaille, isolent le futur initium gemmaire de ce méristème apical et précèdent son initiation proprement dite.

— Si le *Spartium junceum* L. diffère du *Fraxinus excelsior* L. (64), plante présentant des bourgeons multiples, par le mode d'initiation de son premier bourgeon B_1, dans certains cas, il diffère également d'autres plantes

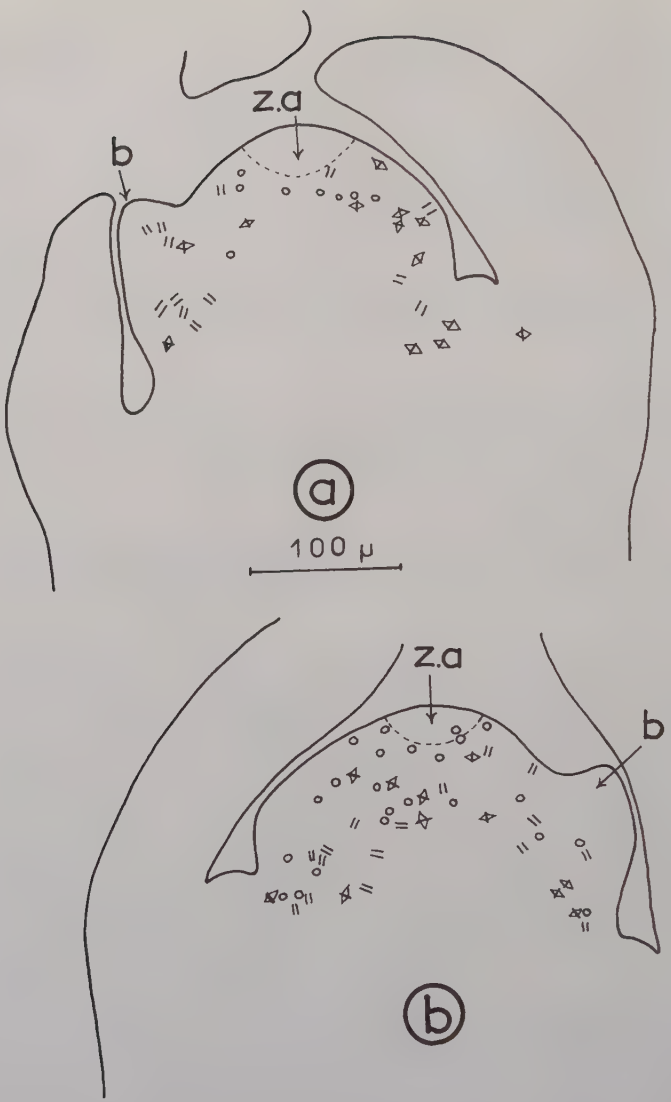
à bourgeons surnuméraires telles que le *Chaenorrhinum minus* (L.) Lange étudié par Mme M. Champagnat (19, 20) mais alors par l'initiation de ses bourgeons surnuméraires. En effet, chez le *Chaenorrhinum,* un bourgeon surnuméraire végétatif B_2 se développe régulièrement à la suite du bourgeon axillaire principal B_1 (que celui-ci évolue en pousse végétative ou en fleur) ; or on n'observe jamais de zone en écaille lors de la formation des bourgeons axillaires surnuméraires, car l'édification de ces derniers débute tardivement par rapport au développement du bourgeon axillaire principal B_1 : « leur pôle d'initiation est certes un reste de méristème apical, mais comme l'ensemble des cellules du jeune pédoncule floral (= B_1) il a subi une nette — « dédifférenciation » — avant de revenir à un état plus juvénile ».

— En fait, il semble bien que c'est de la naissance plus ou moins précoce de l'initium gemmaire que dépend la présence ou l'absence de la zone en écaille.

4 — FONCTIONNEMENT DU MERISTEME APICAL DE L'INFLORESCENCE EN GRAPPE TERMINALE

Nous avons vu que chez le *Spartium* la plupart des rameaux deviennent reproducteurs. Lors du passage de la phase végétative à la phase reproductrice, l'apex en coupe longitudinale reste bombé, mais voit sa taille augmenter légèrement (Pl. XVII, fig. 1) : il mesure alors en moyenne 50 μ en hauteur sur 150 μ à 175 μ en largeur. Cette augmentation de taille est certainement à rattacher au fait que c'est à ce moment qu'un troisième centre générateur s'organise ; des variations de taille successives du méristème apical en fonction des nombres de centres générateurs ont été notées, par exemple chez l'*Agrimonia eupatoria* L. par R. Phelouzat (67).

Les études cytologique et histochimique, la chromophilie (Pl. XVII, fig. 1) ainsi que les relevés de mitoses (fig. 32 a et b) indiquent nettement que lors du passage de la phase végétative à la phase reproductrice, le point végétatif qui devient inflorescentiel garde une zonation de type végétatif. La zone apicale reste toujours à peu près inactive ; cependant des mitoses peuvent s'y rencontrer, à la différence de ce qui se passe pendant la phase végétative. Il semble parfois que quelques mitoses apparaissent plus haut dans l'axe au-dessus du méristème médullaire (Fig. 32 b) : sans doute quelques cellules du méristème d'attente se divisent-elles permettant un élargissement de l'apex ; mais il est peu probable que ces divisions participent en quoi que ce soit à l'ontogenèse foliaire. L'anneau initial persiste et ne disparaît à aucun moment : l'initiation reste uniquement latérale. Ce léger accroissement du nombre des mitoses dans la zone apicale axiale ne masque d'ailleurs jamais la zonation, l'anneau initial conservant une importance sensiblement identique à celle qu'il avait durant

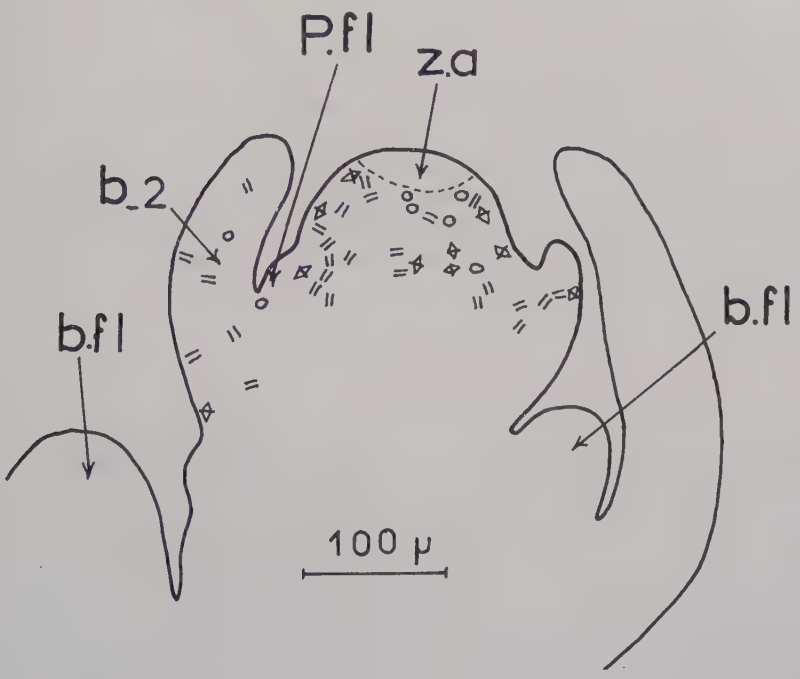


o : prophase ; ⊕ : métaphase ; = : anaphase ou télophase.

Fig. 32. — Coupes longitudinales du méristème apical, effectuées au moment du passage de la phase végétative à la phase inflorescentielle : relevés de mitoses mettant en évidence la persistance de la zonation de type végétatif. Parfois les mitoses semblent remonter plus haut dans l'apex que durant la phase végétative proprement dite : en b, une mitose est visible dans la zone apicale (z. a).

b : première bractée.

la phase purement végétative. Si l'on compare les figures 1 Pl. XIII et 1 Pl. XVII, on s'aperçoit que l'augmentation de volume de l'apex est en relation principalement avec l'élargissement du méristème médullaire au moment du passage à la phase reproductrice.



o : prophase ; ⊕ : métaphase ; = : anaphase ou télophase.

Fig. 33. — Relevé de mitoses dans un point inflorescentiel. La zonation de type végétatif persiste, la zone apicale (z. a) restant inactive.
b. fl : jeunes boutons floraux à l'aisselle de bractées plus anciennes ; P. fl : jeune primordium floral à l'aisselle de la bractée b-2 (b-2 = douzième bractée).

Tout au long de l'ontogenèse de la grappe terminale, le méristème apical conserve une taille qui reste constante et qui est plus importante qu'au cours de la phase végétative, et mesure, en moyenne, 50 à 60 µ en hauteur sur 150 µ en largeur. Cette stabilité de la taille du point inflorescentiel de la grappe, après l'accroissement subit au moment du passage à l'état reproducteur, tient à ce que la phyllotaxie de la grappe ne change plus après l'apparition de la troisième hélice bractéale : l'installation d'un troisième centre générateur s'est accompagnée d'une augmentation concomitante du

volume de l'apex. Ceci rejoint les conclusions auxquelles R. Phelouzat (67) a été amenée lorsqu'elle étudia *l'Agrimonia eupatoria* L. : le volume du méristème apical variait d'une façon synchrone avec l'augmentation ou la diminution du nombre des centres générateurs (passage de deux centres générateurs dans le point végétatif, à trois puis à cinq centres générateurs dans le point inflorescentiel, et retour à deux centres seulement lorsque l'édification de la grappe se terminait).

La zonation de type végétatif persiste également pendant l'ontogenèse de la grappe terminale ; les divers moyens d'étude utilisés : relevés de mitoses (Fig. 33), chromophilie, test de Brachet (Pl. XVII, fig. 2), cytologie (Fig. 34 et Pl. XVII, fig. 3) montrent que ce sont les flancs du point inflorescentiel qui sont les plus méristématiques, ainsi que le méristème médullaire ; la zone apicale axiale reste dans un état différencié et correspond toujours au méristème d'attente qui ne semble pas présenter une activité plus importante que pendant la phase végétative.

A — Initiation de la bractée

Les bractées sont initiées par le point inflorescentiel, tout comme l'étaient les feuilles par le point végétatif. L'initiation est latérale, et ce sont des divisions périclines sous-épidermiques qui annoncent la formation d'une nouvelle bractée (Pl. XVII, fig. 4 ; Fig. 34 et 35 a). Ce faisant, ces divisions provoquent une croissance d'abord horizontale du primordium bractéal, ce qui fait passer l'apex de l'aire minimale à l'aire maximale (Fig. 36) comme dans le cas d'une initiation foliaire. Comparons les sommets inflorescentiels représentés Pl. XVII. La photo 2 montre un point inflorescentiel en aire minimale : aucune initiation bractéale n'est visible ; par contre les points inflorescentiels des photos 3 et 4 initient chacun une bractée latéralement et passent de ce fait à l'aire maximale. Avant toute surrection de l'ébauche bractéale il y a donc, au préalable, formation d'un *soubassement bractéal,* tout comme la croissance d'abord horizontale de l'initium foliaire mène à la formation d'un soubassement foliaire (Pl. XIII, fig. 3).

Après l'initiation d'une bractée, l'anneau initial devenu inflorescentiel, fortement entamé, se restaure normalement par des divisions anticlines répétées donnant naissance à des cellules bien alignées (Pl. XVII, fig. 4 ; Fig. 34-III et 35 b).

Ensuite, le primordium bractéal ainsi initié commence sa croissance en hauteur et se transforme en ébauche de bractée. Enfin il faut remarquer que, si les bractées naissent suivant un rythme plus rapide que les feuilles, leur ordre d'apparition est successif et s'effectue régulièrement durant toute l'ontogenèse de la grappe.

Si on se réfère aux diverses opinions énoncées (52) (35) (36) (16) carac-

térisant, dans le point végétatif, l'anneau initial comme ayant un fonctionnement plastochronique, force nous est d'admettre que, chez le *Spartium junceum* L., c'est l'anneau initial déjà présent durant la phase végétative qui reste le méristème organogène dans la grappe : ainsi il conserve son fonctionnement plastochronique inchangé, faisant alterner *aires minimales et aires maximales* avec formation de « *soubassements bractéaux* » par croissance horizontale précédant la croissance verticale de la bractée. De même il y a régénération de l'anneau initial après chaque initiation bractéale par divisions anticlines des cellules de l'anneau qui ont persisté au-dessus de l'initium (16). Nous retrouvons également dans le point inflorescentiel de la grappe l'activité périodique de chaque secteur de l'anneau initial décrite par Bersillon (4) avec ses trois phases caractéristiques. En fait, l'organogenèse de la grappe, chez le *Spartium junceum* L., nous prouve que l'anneau initial déjà présent durant la phase végétative se *maintient* durant la phase reproductrice : l'organogenèse de l'inflorescence semble *continuer* l'organisation du rameau feuillé (7). A aucun moment nous n'avons vu disparaître, ni même s'estomper, la zonation qui caractérisait

---

Fig. 34. — Caractères cytologiques des différents territoires du sommet inflorescentiel de la grappe terminale. (Coupe longitudinale. Regaud-Hématoxyline).

I : Méristème d'attente formé d'une tunica bisériée et d'un corpus peu important. (Nucléoles relativement de petite taille ; des plastes (pl) sont reconnaissables dans certaines cellules).

II : Tout jeune primordium bractéal à peine bombé (P. b) montrant des divisions périclines sous-épidermiques (d. p) (chondriome ponctiforme principalement).

En haut, ce qui reste des cellules de l'anneau initial inflorescentiel (A. i. i) ; elles sont demeurées inemployées lors de l'initiation de ce primordium, et ont conservé leur caractère méristématique accentué.

IV : Cellules du méristème médullaire (m. m) et jeunes cellules de la moelle (m) ; pl : plaste.

V : Cellule âgée de la moelle, montrant de nombreux plastes amylifères (pl. a).

Fig. 34 (*suite*). —

III : Zone en écaille (z. ec) isolant un îlot de cellules moins méristématiques (vacuoles nombreuses, plastes (pl)) à l'aisselle du primordium bractéal (P b-1).

Au-dessus des cellules aplaties de la zone en écaille l'anneau initial (A. i) est restauré ; ses cellules conservent des caractères méristématiques accusés.

Fig. 35. — Coupes longitudinales du point inflorescentiel. (Navachine-Hématoxyline).

a) Initiation d'une bractée (b) par divisions périclines sous-épidermiques (d. p).

b) A l'aisselle de la bractée b-1, l'anneau initial se restaure (A. i. r), par des divisions anticlines, en même temps qu'à son contact commence à s'individualiser une zone en écaille (z. ec) qui isolera les cellules du futur initium floral.

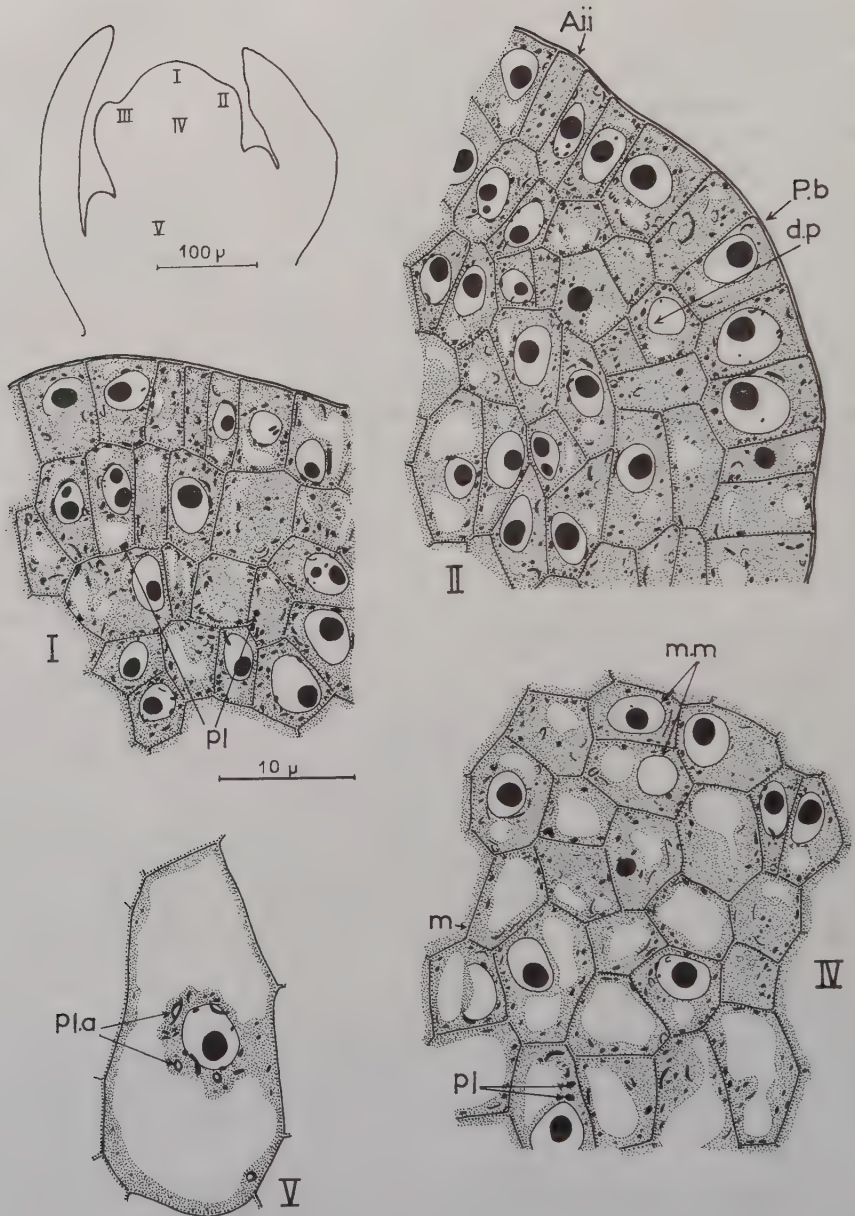


Fig. 34.

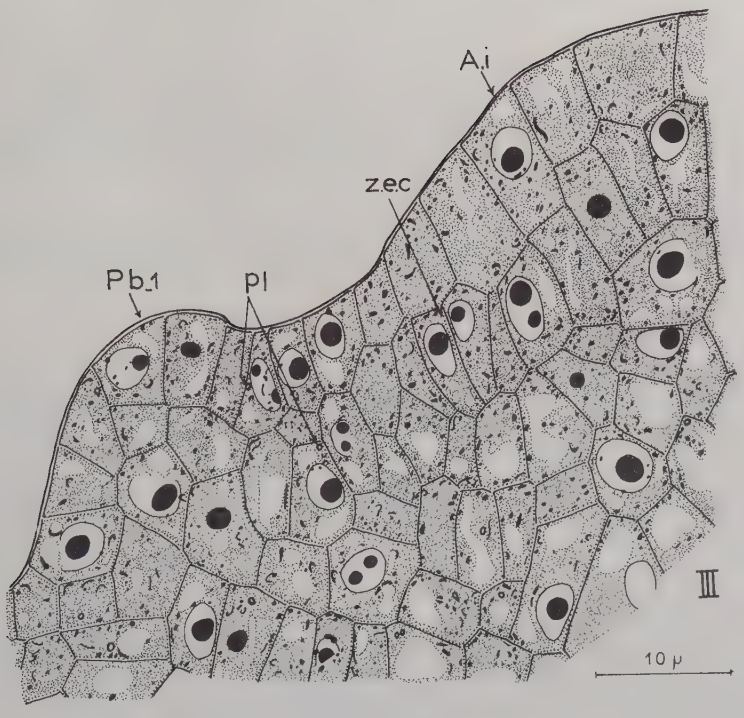


Fig. 34 (*suite*).

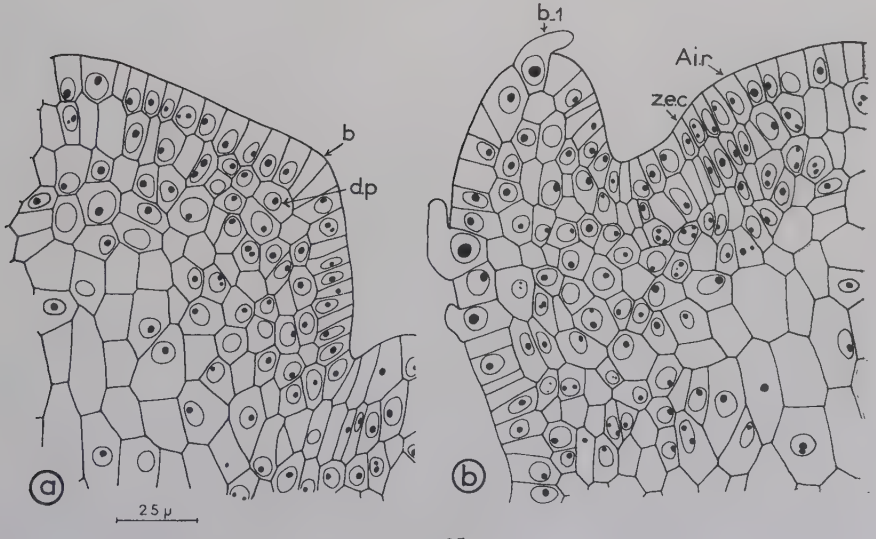


Fig. 35.

le point végétatif : l'anneau initial reste le siège de l'organogenèse latérale, le méristème médullaire continue à fonctionner également et le méristème d'attente, après avoir été affecté par quelques mitoses au moment de l'élargissement de l'apex, reste non fonctionnel et garde un état légèrement différencié (Fig. 34).

Il semble difficile, ici, de parler de *phase préflorale* s'instaurant au moment du passage de l'état végétatif à l'état reproducteur, suivant la

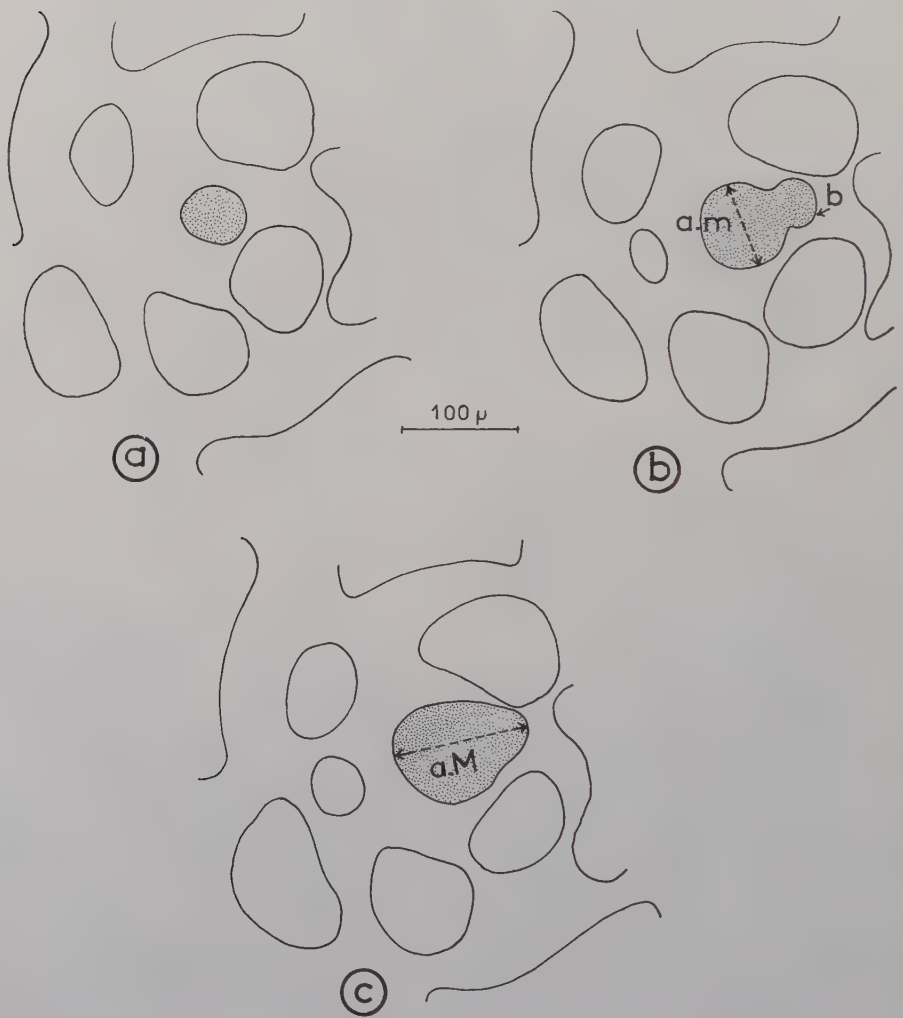


Fig. 36. — Trois coupes transversales successives (faites à 5 µ) dans un sommet inflorescentiel.

Lors de la surrection d'une bractée (b), l'apex passe de l'aire minimale (a. m) à l'aire maximale (a. M) tout comme lors de l'initiation d'une feuille.

définition qui en a été donnée par A. Lance (43). Il y a bien transformation du point végétatif en point inflorescentiel, mais caractérisée principalement par l'augmentation du nombre des centres générateurs et non par un changement dans le fonctionnement ou la nature des méristèmes apicaux.

B — Initiation des fleurs à l'aisselle des bractées

a — La zone en écaille

En même temps que s'initie la bractée b par des divisions périclines sous-épidermiques, dans le flanc du point inflorescentiel situé juste au-dessus de la bractée b-1 à l'état de primordium, et où l'anneau initial finit sa régénération, s'individualise une *zone en écaille* de cellules aplaties isolant un petit îlot de cellules à l'aisselle du primordium de la bractée b-1 (Pl. XVII, fig. 4 ; Fig. 34-III, 35 b et 37). Les cellules de cette zone en écaille, qui est d'ailleurs peu épaisse puisqu'elle n'est représentée, en général, que par une nappe de 2 à 3 cellules en épaisseur, sont très méristématiques et de ce point de vue se rapprochent beaucoup de celles de l'anneau initial qui finit sa restauration. Il est à remarquer qu'ici cette nappe de cellules aplaties n'entoure pas non plus l'îlot de cellules qu'elle isole, mais reste simplement localisée entre lui et l'anneau initial en restauration.

Cette zone en écaille, contrairement à ce que nous avons vu chez le *Lathyrus aphaca* L., persiste assez longtemps, puisque nous la retrouvons à l'aisselle de la bractée b-3 (Pl. XVIII, fig. 2) qui axille déjà un tout jeune primordium floral commençant à se bomber. Il est à remarquer qu'à ce moment les cellules de cette zone s'élargissent peu à peu et qu'elles perdent progressivement leur état méristématique accentué, au fur et à mesure qu'elles se trouvent plus éloignées des régions actives du point inflorescentiel.

b — L'initium floral

Les cellules isolées par cette zone en écaille à l'aisselle de la bractée b-1, quoique très méristématiques, le sont cependant moins que celles de la zone en écaille, ou même que celles du primordium de la bractée b-1 (Fig. 34-III et 37), et à plus forte raison que celles de l'anneau initial en restauration. Ce territoire, très légèrement différencié, est prêt à fonctionner ; en effet, c'est à partir de cet îlot de cellules que va s'individualiser l'initium floral : en même temps qu'une légère dédifférenciation affecte ces cellules, des divisions périclines profondes (Pl. XVIII, fig. 1) apparaissent dans la troisième et la quatrième assise. L'initiation florale est terminée à l'aisselle de

la bractée b-2 où un très léger bombement se remarque déjà. Ces divisions annoncent la surrection du primordium et indiquent, ici aussi, le début de l'installation du méristème médullaire du futur bouton floral.

Nous retrouvons les deux caractéristiques essentielles de l'initiation florale déjà vues chez le *Lathyrus aphaca* L. : apparition très précoce de l'initium floral à l'aisselle de la bractée, et présence d'une *zone en écaille* aux cellules légèrement plus méristématiques que celles du futur initium.

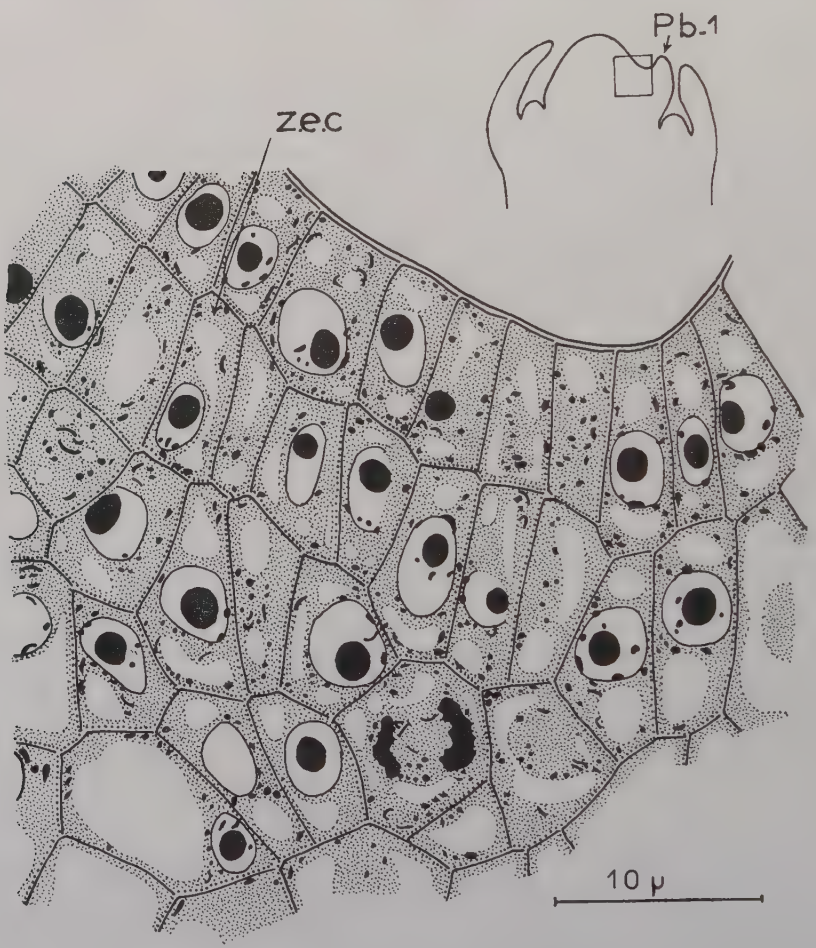


Fig. 37. — Caractères cytologiques de la zone en écaille (z. ec) et de l'îlot de cellules qu'elle isole à l'aisselle du primordium de la bractée b-1 (P b-1). Coupe longitudinale. (Regaud-Hématoxyline).

L'état méristématique des cellules du futur primordium floral n'est pas très accentué (le système vacuolaire en particulier est assez important) ; toutefois le chondriome est ponctiforme.

Il n'y a pas encore trace de divisions périclines profondes.

c — Le primordium floral

Le tout premier stade du primordium floral était déjà repérable à l'aisselle de la bractée b-2 où un très léger bombement apparaissait. A l'aisselle de la bractée b-3 (Pl. XVIII, fig. 2 ; Fig. 38), c'est un primordium floral

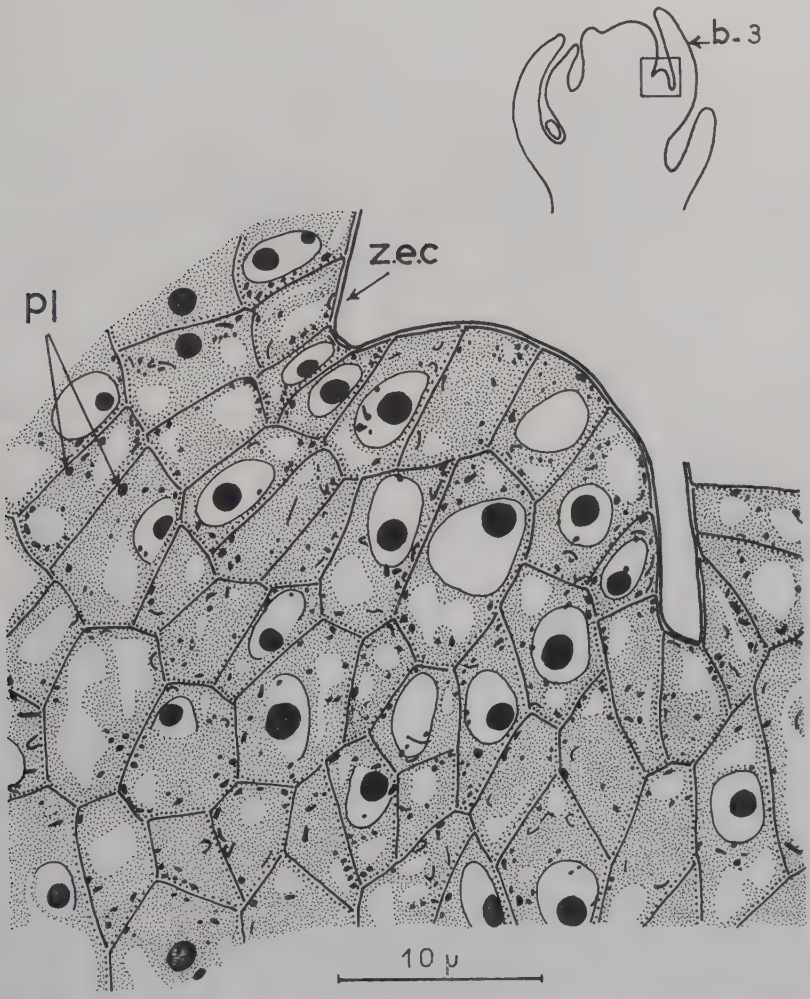


Fig. 38. — Coupe longitudinale d'un jeune primordium floral à l'aisselle de la bractée b-3. (Regaud-Hématoxyline).

Ce primordium est encore indifférencié et ses caractères méristématiques se sont accentués par rapport à ceux de l'initium ; en particulier le système vacuolaire s'est réduit. Les cellules de la zone en écaille (z. ec) en voie de disparition sont encore reconnaissables à gauche, mais elles perdent leur forme allongée, en même temps que s'estompent leurs caractères méristématiques (les nucléoles diminuent de volume, et des plastes pl apparaissent).

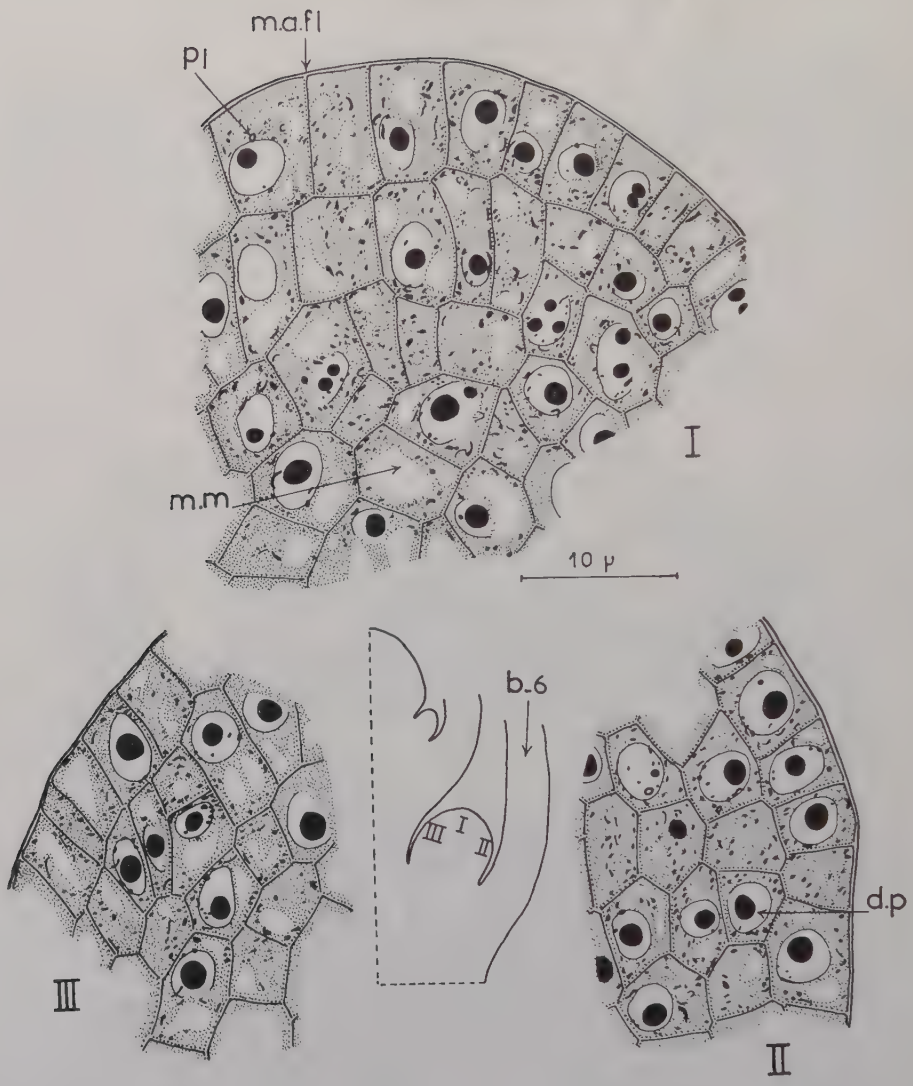


Fig. 39. — Caractères cytologiques d'un primordium floral structuré à l'aisselle de la bractée b-6. Coupe longitudinale. (Regaud-Hématoxyline).

I : Région apicale qui s'est différenciée en méristème d'attente floral (m. a. fl) formé de deux assises tunicales et d'un corpus réduit (les vacuoles y sont plus abondantes que dans les cellules des autres régions du bourgeon, la taille des nucléoles a diminué et quelques plastes (pl) sont visibles). Le méristème médullaire (m. m) est situé très haut dans le bourgeon floral.

II et III : Les flancs du primordium floral ; ils sont plus méristématiques que la zone apicale : leurs cellules font partie de l'anneau initial floral.

En II l'anneau initial floral montre des cellules très méristématiques, pauvres en vacuoles ; une division péricline sous-épidermique (d. p) annonce l'initiation du sépale ventral.

encore indifférencié, très méristématique, que nous trouvons ; la *zone en écaille* est en voie de disparition, ses cellules perdant leur forme étroite et allongée, en même temps que leurs caractères méristématiques s'estompent par une légère différenciation (vacuoles plus importantes, nucléoles plus réduits ; quelques corpuscules très gros dans le chondriome sont vraisemblablement déjà des plastes). A l'aisselle de la bractée b-4 (et le plus souvent déjà à l'aisselle de b-3), c'est un primordium floral zoné que l'on trouve (Pl. XVIII, fig. 3) : la région apicale axiale s'est légèrement différenciée, alors que les flancs restent très riches en acides ribonucléiques. Rapidement, en même temps que le primordium grossit, il acquiert une structure semblable à celle que présentait le primordium axillaire végétatif, lorsque ce dernier commençait à fonctionner, et à l'aisselle de la bractée b-5 ou b-6 on peut y reconnaître un méristème d'attente, un anneau initial plus méristématique et un méristème médullaire qui, lui, commence déjà à produire quelques cellules de moelle (Fig. 39-I). Nous sommes donc en présence d'un primordium floral ayant une structure semblable à celle que montre un primordium végétatif (cf. Fig. 28 b ; Pl. XIV, fig. 2) prêt à fonctionner. A l'aisselle de la bractée b-6 ou b-7 ce bourgeon floral structuré initie ses deux préfeuilles par des divisions périclines sous-épidermiques dans l'anneau initial ; les préfeuilles ont une croissance rapide et à l'aisselle des bractées b-8 ou b-9 elles sont déjà à l'état de très jeunes ébauches (Pl. XVIII, fig. 6).

C — La phase de transition

Ainsi, comme nous venons de le mettre en évidence, le fonctionnement du méristème apical, durant la phase inflorescentielle, reste semblable à ce qu'il était au cours de la phase purement végétative et nous n'avons pas retrouvé la présence d'une phase préflorale. Ces résultats sont en accord avec ceux qui nous ont été fournis par l'étude du *Lathyrus aphaca* L. Le moment semble donc venu de nous demander si, chez une plante présentant des grappes terminales, telle que le *Spartium*, il n'existe pas une *phase de transition* semblable à celle que nous avons définie lors de l'étude du *monopode florifère* que représentait le *Lathyrus aphaca* L. Pour ce faire, il nous faut comparer l'initiation et le développement des méristèmes axillaires au cours des phases végétative et inflorescentielle ainsi qu'au moment du passage de l'une à l'autre.

Lorsque nous avons étudié la formation et le développement du bourgeon axillaire végétatif de premier ordre B_1 (le seul qui nous intéresse ici), deux cas différents se sont présentés suivant que l'on avait affaire à une tige principale issue de germination, et dont les feuilles montraient une disposition alterne typique, ou bien à un rameau axillaire qui produisait des feuilles en position sensiblement opposée-décussée.

Dans le premier cas, le bourgeon axillaire végétatif B_1 est initié à l'aisselle de la feuille n-2 ou le plus souvent n-3 ; il atteint l'état de primordium indifférencié lorsque cette feuille est devenue la feuille n-6 ou mieux n-7 ; ce primordium n'est structuré qu'à l'aisselle de la feuille devenue n-8 ou surtout n-9. Deux ou trois plastochrones séparent donc l'initiation de la feuille de celle de son bourgeon axillaire végétatif ; puis à nouveau quatre plastochrones s'écoulent avant que le stade primordium indifférencié ne soit atteint, et enfin deux autres plastochrones sont encore nécessaires pour que le méristème axillaire devienne primordium structuré. *La naissance du méristème axillaire végétatif est tardive par rapport à celle de la feuille axillante, et de plus sa surrection est lente.*

Dans le deuxième cas, les bourgeons axillaires végétatifs B_1 sont initiés à l'aisselle des feuilles du verticille Vn-1 ou plus rarement Vn-2 ; ils sont à l'état de primordium indifférencié à l'aisselle des feuilles du verticille Vn-3, et, dans le cas où la disposition opposée-décussée persiste au-delà de ce verticille, on les trouve à l'état de primordium structuré à l'aisselle des feuilles du verticille Vn-4. Ici donc, un ou deux plastochrones seulement séparent l'initiation de la feuille de celle de son bourgeon axillaire, puis un ou deux plastochrones sont nécessaires pour atteindre le stade de primordium indifférencié, qu'un nouveau plastochrone sépare encore du stade de primordium structuré. *La naissance du méristème axillaire végétatif est, dans ce deuxième cas, précoce par rapport à celle de la feuille axillante, et sa croissance rapide.* Il est bien évident que ces différences présentées par les deux types de rameaux tiennent au fait que, dans le second cas, nous sommes en présence d'une disposition opposée-décussée des feuilles et il s'en suit que la notion de plastochrone est plus difficile à dégager clairement. Le plastochrone étant le temps qui sépare deux initiations foliaires successives, un plastochrone devrait être compté entre l'initiation des deux feuilles d'un même verticille ; mais dans ce cas, le plus souvent, ce plastochrone avoisine zéro. Nous sommes donc obligé de prendre comme unité le temps qui s'écoule entre les initiations des feuilles de deux verticilles successifs, et qui correspond alors au *plastochrone vrai* ou *plastochrone d'hélice foliaire* : c'est le temps qui sépare l'initiation de deux feuilles successives sur la même hélice. (En fait entre l'initiation de la feuille n-2 d'un verticille et celle de la feuille n'-1 du verticille suivant ce sont trois plastochrones qui normalement s'écouleraient n-2 → n'-2, n'-2 → n-1, n-1 → n'-1, mais dont le premier et le dernier seraient sensiblement nuls). Si donc, dans ce deuxième cas, l'initiation axillaire est plus précoce et le développement du bourgeon plus rapide que chez les rameaux à feuilles alternes, c'est uniquement parce que les deux centres générateurs de feuilles fonctionnent d'une façon synchrone.

Si, en comparaison, nous observons ce qui se passe pour l'initiation florale chez la grappe, on constate que l'initium floral est visible à l'aisselle de la bractée b-1, que c'est à l'aisselle des bractées b-2 le plus fréquem-

ment, ou b-3, que l'on trouve le primordium floral indifférencié et que ce primordium sera structuré à l'aisselle des bractées b-3 normalement, ou b-4. Un seul plastochrone sépare l'initiation de la fleur de celle de la bractée axillante ; un ou, plus rarement, deux plastochrones s'écoulent entre l'initiation florale et l'état de primordium floral indifférencié, et encore un plastochrone est nécessaire pour atteindre le stade de primordium floral structuré. *L'initiation florale est donc précoce et la surrection du primordium floral rapide.*

Au moment du passage de la phase végétative à la phase reproductrice, si on étudie l'initiation et le développement des premières fleurs formées, on note que l'initiation florale se fait à l'aisselle de la bractée b-1, *donc précocement, mais que le développement est relativement lent.* Le primordium floral indifférencié se trouve à l'aisselle des bractées b-3, ou surtout b-4, et le stade de primordium floral structuré n'est reconnaissable qu'à l'aisselle des bractées b-5 et le plus souvent b-6.

Réunissons ces observations en un tableau (Tabl. II) à partir duquel il nous sera facile de tracer des courbes simples (Fig. 40), comme nous l'avons fait pour le *Lathyrus aphaca* L.

TABLEAU II

Stade auquel se trouve le méristème apical	Feuille, verticille ou bractée à l'aisselle desquels est visible l'*initium gemmaire* B_1 ou l'*initium floral*	Feuille, verticille ou bractée à l'aisselle desquels est visible le *primordium gemmaire* B_1 ou le *primordium floral indifférencié*	Feuille, verticille ou bractée à l'aisselle desquels est visible le *primordium gemmaire* B_1 ou le *primordium floral structuré*
Végétatif (tige principale issue de germination : feuilles alternes)	n-2 ou *n-3* (*)	n-6 ou *n-7*	n-8 ou *n-9*
Végétatif (rameau axillaire : feuilles opposées-décussées)	*Vn-1* ou Vn-2	*Vn-3*	(*Vn-4*)
Passage de la phase végétative à la phase reproductrice (Transition)	*b-1*	b-3 ou *b-4*	b-5 ou *b-6*
Reproducteur	*b-1*	*b-2* ou b-3	*b-3* ou b-4

(*) En italique, désignation des feuilles, verticilles ou bractées, à l'aisselle desquels on trouve le plus fréquemment l'initium, ou le primordium indifférencié, ou le primordium structuré, tant végétatif que floral.

Deux remarques s'imposent immédiatement :

1) La phase de transition se retrouve chez le *Spartium junceum* L. au moment de la naissance des premières fleurs de la grappe terminale : cette phase est caractérisée, tout comme chez le *Lathyrus aphaca* L., par

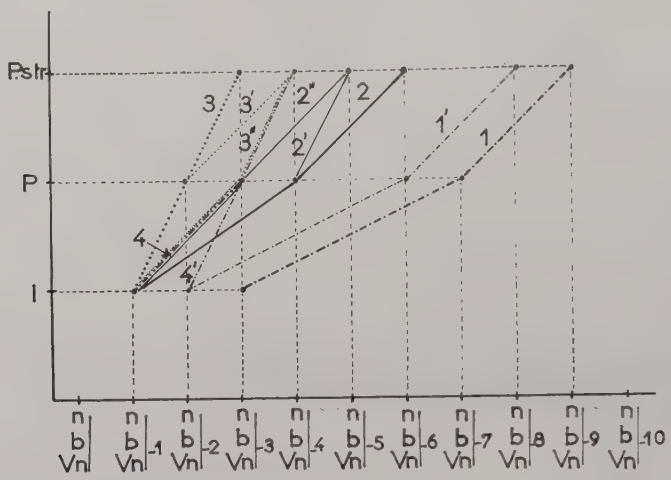


Fig. 40. — Représentation graphique de la précocité d'initiation et de la rapidité de développement comparées des formations axillaires (végétatives ou florales) chez le *Spartium junceum* L. au cours des phases végétative, de transition et reproductrice.

En *abscisses*, suite des feuilles, verticilles ou bractées formés, n, b, ou Vn étant le plus jeune, encore à l'état de primordium ; en *ordonnées*, trois états successifs bien déterminés du développement du méristème axillaire : I : initium ; P : primordium indifférencié ; P. str : primordium structuré.

— Les courbes 1 et 1' en tirets ponctués correspondent au début du développement du bourgeon axillaire chez une tige principale issue de germination, présentant une phyllotaxie alterne et étant encore en phase végétative. Initiation tardive et développement lent du bourgeon axillaire végétatif.

— Les courbes 4 et 4', en tirets ponctués également, correspondent au début du développement du bourgeon axillaire végétatif chez un rameau secondaire à feuilles opposées-décussées. Initiation précoce et développement rapide du bourgeon axillaire végétatif.

— Les courbes 2, 2' et 2" en traits pleins correspondent au début du développement de la fleur axillaire chez un rameau en phase de transition. Initiation précoce et développement relativement lent de la fleur axillaire.

— Les courbes 3, 3' et 3" en pointillé correspondent au début du développement de la fleur axillaire chez un rameau en phase reproductrice. Initiation précoce et développement très rapide de la fleur axillaire.

Les courbes 1 et 1' d'une part, 2, 2' et 2" d'autre part, présentent une allure semblable indiquant une vitesse identique de début de développement des formations axillaires ; par contre les courbes 3, 3' et 3" ainsi que 4 et 4' sont plus redressées et indiquent une vitesse de développement bien plus grande des formations axillaires chez les plants en phase reproductrice comme c'est le cas chez les rameaux axillaires à feuilles opposées-décussées.

Pour chacun des quatre groupes de courbes, le tracé le plus épais correspond au fait le plus fréquent.

une initiation précoce des fleurs à l'aisselle des bractées, et un développement relativement lent du primordium floral.

Le temps nécessaire à l'évolution de l'initium axillaire végétatif en primordium structuré, chez les plants à feuilles alternes, soit six plastochrones, est du même ordre que celui que requiert la transformation de l'initium floral en primordium floral structuré lors de l'apparition des premières fleurs au cours de la phase de transition, soit cinq plastochrones. Mais l'initiation du méristème axillaire floral est plus précoce, puisqu'elle s'effectue à l'aisselle de la bractée b-1, que celle du méristème axillaire végétatif qui n'a lieu qu'à l'aisselle de la feuille n-3.

2) Chez la grappe, au cours de la phase vraiment reproductrice, le méristème axillaire floral montre une précocité d'initiation comparable à ce que nous venons de remarquer au cours de la phase de transition (l'initium floral est ici aussi visible à l'aisselle de la bractée b-1), mais la transformation de cet initium floral en primordium floral structuré est rapide, puisque deux plastochrones seulement sont nécessaires.

5 — COMPARAISON AVEC LE *LATHYRUS APHACA* L.

Quels renseignements peut nous apporter le rapprochement de ces résultats avec ceux que nous avions enregistrés au cours de l'étude du *Lathyrus aphaca* L. ?

Comparons l'initiation et le développement des formations axillaires chez les deux plantes au cours des trois phases que nous avons reconnues dans leur développement : phases végétative (Fig. 41 a), de transition (Fig. 41 b) et reproductrice (Fig. 41 c). Nous n'avons tenu compte ici que des courbes correspondant aux cas les plus fréquemment rencontrés. On remarque immédiatement que, pour chacune des trois phases, les courbes caractérisant les deux plantes correspondent : en a pendant la phase végétative, initiation tardive et développement lent des formations axillaires végétatives, en b, pendant la phase de transition initiation précoce et développement lent des formations axillaires florales, et enfin, en c, pendant la phase reproductrice, initiation précoce et développement rapide des formations axillaires florales.

Bien évidemment les courbes des deux plantes ne se superposent pas exactement, chacune ayant son individualité et montrant un comportement qui lui est spécifique (en particulier leur phyllotaxie est très différente : deux hélices redressées en orthostique et qui persistent inchangées pendant la phase reproductrice chez le *Lathyrus*, alors que chez le *Spartium* il y a apparition d'une troisième hélice bractéale lorsqu'est atteinte la phase de transition, la disposition des bractées autour de la tige demeurant alterne). Mais il est d'autant plus intéressant de constater que deux plantes semblant assez éloignées l'une de l'autre, un monopode florifère et

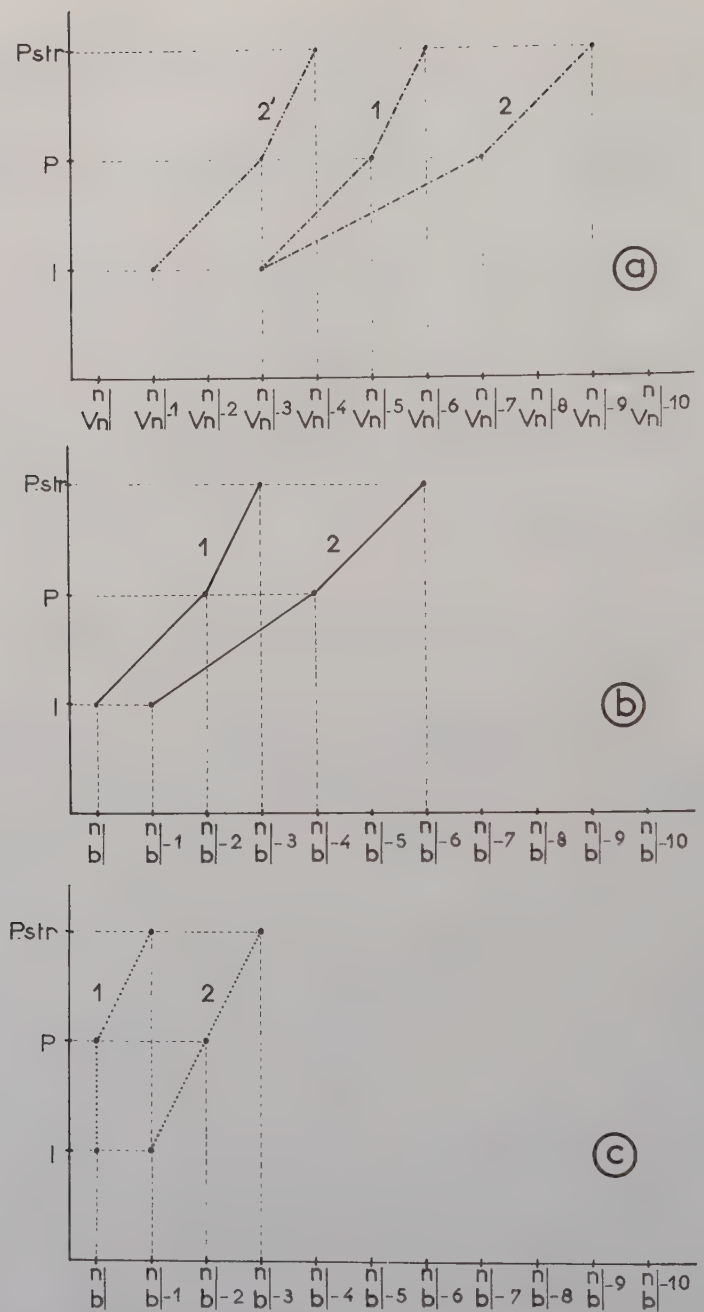


Fig. 41. — Représentation graphique comparée de la précocité d'initiation et de la rapidité de développement des formations axillaires (végétatives ou florales) chez le *Lathyrus aphaca* L. et chez le *Spartium junceum* L. au cours des phases végétative en a, de transition en b, et reproductrice en c.

un arbuste formant des inflorescences en grappe terminale, montrent une ontogenèse axillaire végétative et florale tout à fait comparable.

Il nous faut parler de la courbe 2' de la figure 41 a : cette courbe correspond à l'initiation et au développement du méristème axillaire végétatif à l'aisselle des feuilles opposées-décussées des rameaux secondaires (un passage à la disposition alterne s'effectue toujours avant d'atteindre la phase reproductrice). Nous voyons qu'elle est parallèle et identique à la courbe 1 caractérisant l'ontogenèse axillaire végétative chez le *Lathyrus*, mais qu'elle est décalée vers la gauche : l'initiation axillaire a lieu à l'aisselle des feuilles du verticille Vn-1. En fait la disposition opposée-décussée des feuilles semble correspondre à un arrangement phyllotaxique plus proche de la disposition distique que de la disposition alterne, et l'ontogenèse axillaire végétative montre un déroulement semblable dans les deux cas. Il est intéressant de remarquer également que, au moment où l'initiation axillaire commence, quatre feuilles ont été formées, successivement chez le *Lathyrus* et deux par deux chez le *Spartium*. Il faut enfin noter que si, chez les rameaux à disposition foliaire opposée-décussée, l'initiation axillaire *semble* aussi précoce que chez la grappe, le développement du bourgeon, lui, est plus lent et demande trois plastochrones (ce qui correspond ici à la formation de six feuilles, comme chez les rameaux présentant des feuilles à disposition alterne), alors que deux plastochrones seulement, correspondant à la formation de deux bractées, sont nécessaires chez la grappe pour atteindre le stade de primordium floral structuré.

Une dernière remarque s'impose à la suite de cette étude comparée de l'initiation et du développement du méristème axillaire au cours des trois phases végétative, de transition, et reproductrice chez le *Spartium junceum* L. : une *zone en écaille* de cellules aplaties n'est discernable, lors de l'initiation axillaire, que lorsque cette dernière est très précoce ; c'est-à-dire lorsqu'elle s'effectue à l'aisselle de la bractée b-1 d'une part (donc au cours des phases de transition ou reproductrice comme c'était également le cas pour le *Lathyrus aphaca* L.), ou à l'aisselle des feuilles du verticille Vn-1 d'autre part (donc chez les rameaux axillaires montrant encore la disposition opposée-décussée de leurs feuilles).

En *abscisses*, suite des feuilles, verticilles ou bractées formés, n, b ou Vn étant le plus jeune, encore à l'état de primordium ; en *ordonnées*, trois états successifs bien déterminés du développement du méristème axillaire : I : initium ; P : primordium indifférencié ; P. str : primordium structuré.

Les courbes 1 correspondent au *Lathyrus aphaca* L. et les courbes 2 au *Spartium junceum* L. En a, la courbe 2 représente le développement d'un bourgeon axillaire chez une tige principale à feuilles alternes, alors que la courbe 2' représente ce même développement chez un rameau axillaire à feuilles opposées-décussées.

Pour chacune des trois phases, les courbes caractérisant les deux plantes présentent de grandes ressemblances.

6 — LA NOTION DE « PLASTOCHRONE VRAI » OU « PLASTOCHRONE D'HELICE FOLIAIRE »

Nous nous sommes référé plus haut (cf. p. 74) à la notion de *plastochrone vrai* ou *plastochrone d'hélice foliaire* à propos des rameaux à feuilles opposées-décussées. Il était bien évident que, dans ce cas précis, la notion de *plastochrone ordinaire* n'était pas très satisfaisante, puisque le temps séparant la naissance des deux feuilles d'un même verticille est nul. Nous pouvons nous demander si la *notion de plastochrone d'hélice foliaire* ne serait pas susceptible de nous apporter quelques précisions sur la précocité de l'initiation axillaire. Réexaminons nos résultats sous cet angle nouveau :

Chez le *Lathyrus aphaca* L., dont les feuilles sont disposées suivant deux hélices foliaires redressées en orthostiques, un plastochrone d'hélice foliaire correspond à deux plastochrones ordinaires et également à une période sectoriale. Or l'initiation du bourgeon axillaire végétatif s'effectue avec trois plastochrones ordinaires de retard sur l'initiation de la feuille axillante, soit 1 plastochrone d'hélice foliaire 1/2, soit également 1 période sectoriale 1/2 ; dans ce cas, il n'y a pas présence de zone en écaille lors de l'initiation. Par contre, moins d'un plastochrone ordinaire sépare l'initiation de la fleur de celle de la feuille axillante, ce qui correspond à moins d'1/2 plastochrone d'hélice foliaire et à moins d'une 1/2 période sectoriale ; il y a alors présence d'une zone en écaille.

Si nous faisons la même transposition chez le *Spartium junceum* L., nous trouvons que :

— Chez la tige principale à feuilles alternes, également réparties sur deux hélices, le plastochrone d'hélice foliaire est égal à deux plastochrones ordinaires et aux 2/5 de la période sectoriale. Trois plastochrones ordinaires séparent les initiations de la feuille et de son bourgeon axillaire, ce qui correspond à 1 plastochrone 1/2 d'hélice foliaire, soit aux 3/5 de la période sectoriale. Il ne se forme pas de zone en écaille.

— Chez les rameaux à feuilles opposées-décussées (réparties sur deux hélices), un plastochrone d'hélice foliaire correspond en fait à un seul plastochrone ordinaire et à la moitié de la période sectoriale. Entre l'initiation du bourgeon axillaire et celle de sa feuille axillante, il n'y a qu'un seul plastochrone d'hélice foliaire, soit 1/2 période sectoriale. Il y a une zone en écaille.

— Chez la grappe terminale qui présente trois hélices bractéales, ce sont trois plastochrones ordinaires, soit les 3/5 de la période sectoriale, qui correspondent à un plastochrone d'hélice foliaire. Un plastochrone ordinaire seulement sépare l'initiation de la fleur de celle de sa bractée, ce qui équivaut à 1/3 de plastochrone d'hélice foliaire et au 1/5 de la période sectoriale. Il y a présence d'une zone en écaille.

Il nous semble logique d'intégrer ici les résultats obtenus au cours de l'étude du *Sarothamnus scoparius* Koch. qui fait l'objet de la troisième partie de ce travail. Chez cette plante, comme chez la grappe du *Spartium*, nous trouvons trois hélices. Le plastochrone d'hélice foliaire est égal à trois plastochrones ordinaires, ce qui représente les 3/5 de la période sectoriale. Les bourgeons axillaires tant végétatifs que reproducteurs sont initiés avec deux plastochrones ordinaires de retard sur la feuille axillante, ce qui correspond à 2/3 de plastochrone d'hélice foliaire et aux 2/5 de la période sectoriale. Une zone en écaille s'individualise alors.

Nous voyons qu'avec l'emploi du *plastochrone vrai*, ou *plastochrone d'hélice foliaire*, il est plus facile d'étudier le cas des rameaux du *Spartium* à feuilles opposées-décussées. Le plastochrone ordinaire égal à zéro que nous avions été obligé d'introduire entre les initiations des deux feuilles d'un même verticille n'intervient plus, le temps étant mesuré dans le cadre de chaque hélice.

Rassemblons ces résultats en un tableau (Tabl. III).

TABLEAU III

Plante	Temps séparant l'initiation gemmaire de celle de la feuille ou bractée axillante			Présence d'une zone en écaille
L. a. : *Lathyrus aphaca* *Sp. j.* : *Spartium junceum* *S. sc.* : *Sarothamnus scoparius*	Plastochrone ordinaire	Plastochrone d'hélice foliaire	Période sectoriale	
Sp. j. reproducteur 3 hélices	1	1/3	1/5	z.ec.
S. sc. végétatif 3 hélices	2	2/3	2/5	z.ec.
L. a. reproducteur 2 orthostiques	< 1	< 1	< 1/2	z.ec.
Sp. j. végétatif Rameau à feuilles opposées-décussées 2 hélices	1 ?	1	1/2	z.ec.
Sp. j. végétatif Tige principale à feuilles alternes 2 hélices	3	1,5	3/5	néant
L. a. végétatif 2 orthostiques	3	1,5	1,5	néant

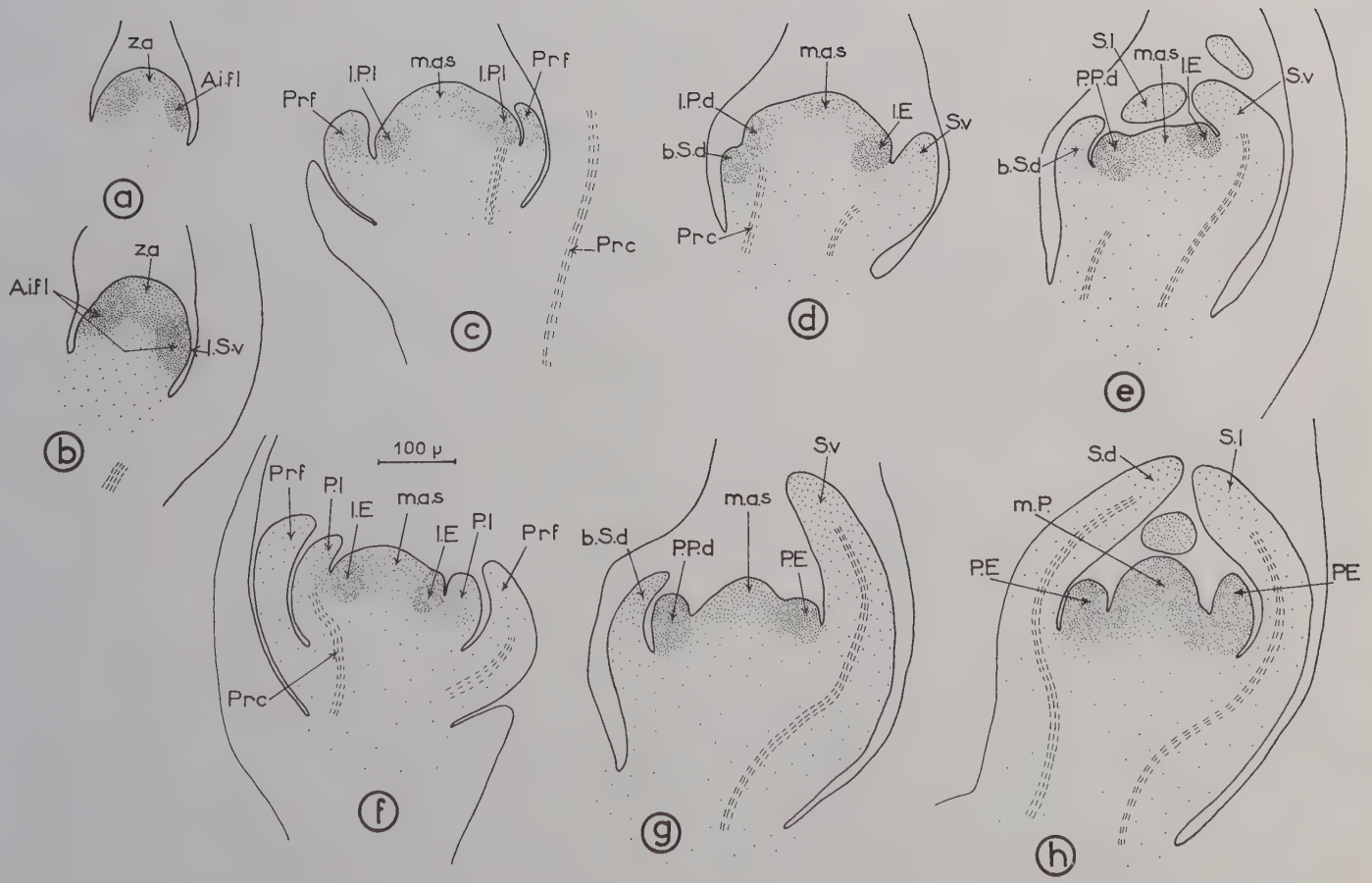

z.a
A.i.f.l
a
z.a
A.i.f.l
l.S.v
b
l.P.l
m.a.s
l.P.l
Prf
Prf
Prc
c
m.a.s
l.P.d
l.E
S.v
b.S.d
Prc
d
S.l
m.a.s
l.E
P.P.d
S.v
b.S.d
e
100 μ
Prf
P.l
l.E
m.a.s
l.E
P.l
Prf
Prc
f
S.v
m.a.s
b.S.d
P.P.d
P.E
g
S.d
S.l
m.P.
P.E
P.E
h

Fig. 42.

Il est possible, à partir de ce tableau, de définir avec plus de précision l'initiation axillaire par rapport à celle de la feuille ou bractée axillante :

— Nous dirons qu'un méristème axillaire, végétatif ou floral, est *initié précocement* lorsque le temps, séparant son initiation de celle de sa feuille ou de sa bractée axillante, est *inférieur ou égal à un plastochrone d'hélice foliaire* (ou *plastochrone vrai*). Ce temps, alors, est aussi *inférieur ou égal à la moitié de la période sectoriale.*

Fig. 42. — *Spartium junceum* L. Ontogénie de la fleur.

a) Primordium floral zoné par dédifférenciation apicale avec zone apicale (z. a) plus claire.
L'anneau initial floral (A. i. fl) est déjà visible. Aspect comparable à celui d'un primordium gemmaire végétatif.

b) Bourgeon floral plus âgé ayant déjà initié ses deux préfeuilles dans un plan perpendiculaire à celui représenté ici. La zonation de type végétatif persiste : présence d'un anneau initial floral ; la zone apicale reste moins active. A droite, vers la bractée, un léger bombement au niveau où naîtra l'initium du sépale ventral (I. S. v).

c) Coupe longitudinale effectuée dans un plan perpendiculaire à celui de la figure précédente, chez un bourgeon floral encore plus âgé : les deux préfeuilles (Prf) sont déjà à l'état d'ébauche.
A l'intérieur des préfeuilles, initiation des deux pétales latéraux (I. P. l) à partir des cellules restantes de l'anneau initial. La zone apicale se dédifférencie et devient homogène donnant naissance au méristème apical superficiel (m. a. s). La zonation de type végétatif disparaît. Remarquer à droite, un cordon de procambium (Prc) déjà présent au contact de l'initium du pétale latéral (le procambium des pétales semble donc apparaître très tôt, tout comme pour les sépales).

d) Coupe longitudinale d'une jeune fleur passant par le sépale ventral (S. v) à l'état d'ébauche.
A l'aisselle de ce sépale ventral, initiation d'une étamine épisépale (I. E) du cycle externe. A gauche, au-dessus du bord de l'un des sépales dorsaux (b. S. d), initium du pétale dorsal (I. P. d) avec son cordon de procambium déjà visible. (Remarquer qu'il n'y a pas de procambium correspondant à l'initium de l'étamine). Le méristème apical superficiel est à présent bien reconnaissable.

e) Coupe semblable à la précédente, mais effectuée chez une fleur un peu plus âgée : le pétale dorsal est à l'état de primordium (P. P. d), alors que l'étamine épisépale est toujours à l'état d'initium. Le méristème apical superficiel n'est pas encore bombé.
S. l : sépale latéral.

f) Coupe passant par les deux préfeuilles et montrant les ébauches des deux pétales latéraux (P. l) ; remarquer le procambium du pétale latéral gauche. A l'intérieur des deux pétales latéraux, initiums de deux étamines épipétales du cycle interne. Le méristème apical superficiel n'est pas encore bombé.

g) Coupe passant par le sépale ventral. Le pétale dorsal est à l'état de primordium très prononcé. L'étamine épisépale du cycle externe, à droite, est également à l'état de primordium (P. E), tandis que le reste du méristème apical superficiel commence à se bomber pour se transformer en méristème pistillaire.

h) Jeune fleur chez laquelle le reste du méristème apical superficiel s'est bombé en dôme très prononcé, et est devenu le méristème pistillaire (m. P) qui donnera naissance au carpelle unique.
S. d : sépale dorsal ; S. l : sépale latéral.

— Par contre, lorsque ce temps sera *supérieur à un plastochrone d'hélice foliaire,* nous aurons une *initiation tardive* du méristème axillaire. Dans ce cas ce temps sera également supérieur à la *moitié de la période sectoriale.*

— Dans le cas d'une initiation précoce, *seulement,* il y aura présence d'une *zone en écaille.*

7 — ONTOGENIE DE LA FLEUR

Après l'initiation des deux préfeuilles la zonation du méristème floral persiste et l'anneau initial floral va initier les sépales. Le premier sépale à être initié, par divisions périclines sous-épidermiques, est le sépale ventral (comme chez le *Lathyrus,* c'est l'étendard qui est le pétale dorsal, c'est-à-dire situé vers l'axe) (Fig. 42 b et Pl. XVIII, fig. 4). Le futur pédoncule floral ne s'allonge ici que très peu. Tout au long de l'initiation des sépales, la zonation est toujours reconnaissable, mais le méristème floral s'aplatit légèrement en s'élargissant.

A la suite de l'initiation des sépales, et alors que ceux-ci commencent leur croissance vers le haut, les pétales sont initiés à leur tour, à l'intérieur du calice, à partir des restes de l'anneau initial floral (Fig. 42 c et d ; Pl. XVIII, fig. 5 et 6). Les cinq pétales sont initiés tous en même temps (Pl. XX, fig. 1). Le cordon de procambium qui desservira chacun des pétales semble apparaître très précocement, comme pour les sépales, puisqu'il est déjà reconnaissable lorsque le pétale est encore à l'état d'initium (Fig. 42 c et d et Pl. XVIII, fig. 5). En même temps que l'initiation des pétales s'achève, le méristème d'attente floral devient fonctionnel, et le méristème apical superficiel s'individualise (Fig. 42 c et d et Pl. XVIII, fig. 5) qui va initier les étamines et le pistil formé d'un seul carpelle.

Les cinq étamines du cycle externe sont initiées très rapidement après les pétales, à partir des assises externes périphériques du méristème apical, à l'intérieur des ébauches des sépales (Fig. 42 d et e ; Pl. XVIII, fig. 5 et XIX, fig. 1). A ce moment les pétales sont à peine à l'état de primordium. Puis lorsque les pétales sont à leur tour à l'état d'ébauche, ce sont les cinq étamines du cycle interne qui naissent vers l'intérieur à partir du méristème apical superficiel (Fig. 42 f et Pl. XIX, fig. 2) dont la partie centrale reste toujours inutilisée. A la différence de ce que nous avons vu chez le *Lathyrus aphaca* L., les étamines du cycle interne, chez le *Spartium,* ne naissent pas au contact des étamines du cycle externe, mais à une courte distance, si bien qu'on ne retrouve pas, sur les coupes, les bourrelets doubles qui nous étaient apparus au niveau des primordiums staminaux chez le *Lathyrus.*

Le centre du méristème apical superficiel devient ensuite le siège de mitoses nombreuses et commence à se bomber, alors que les étamines du

cycle interne atteignent le stade de primordium (Fig. 42 g et Pl. XX, fig. 2). Il va ainsi se transformer en méristème pistillaire qui se développera en primordium du carpelle unique (Fig. 42 h et Pl. XX, fig. 3).

Une fois toutes les pièces florales ainsi ébauchées, la fleur à ovaire supère se développe normalement, mais le pédoncule floral reste court (Pl. I, fig. 2) par opposition à celui du *Lathyrus aphaca* L. (Pl. IV, fig. 2). La bractée tombe très rapidement, et l'on ne retrouve plus que la trace de son insertion lorsque la fleur est complètement ébauchée (cf. Pl. XII, fig. 3).

(Sur les fig. 42 d, e, et g, le bord de l'un des deux sépales dorsaux est nettement reconnaissable, car les sépales se soudent très tôt en un calice à deux lèvres, et la coupe est passée au niveau de la soudure des deux sépales dorsaux).

Il y a une grande analogie entre l'ontogenèse de cette fleur de *Spartium* et celle de la fleur du *Lathyrus* que nous avons étudiée précédemment.

8 — TERMINAISON DE LA GRAPPE

Comme il a été indiqué au commencement de cette étude consacrée au *Spartium junceum* L., l'achèvement de la phase inflorescentielle peut se dérouler suivant deux schémas différents : ou bien le méristème apical de l'inflorescence meurt avant d'avoir produit une fleur terminale, et on se trouve alors en présence d'une grappe indéfinie, ou bien, au contraire, le méristème apical persiste et édifie une fleur terminale de sorte que l'on a ainsi affaire à une grappe définie.

— Lorsqu'une grappe sera indéfinie, on assiste à un ralentissement du fonctionnement du méristème apical : le cône apical réduit ses dimensions, vraisemblablement par diminution de l'activité du méristème médullaire (en largeur, il ne mesure plus que 90 μ environ) ; l'anneau initial, qui voit sa hauteur diminuer après chaque restauration, va disparaître peu à peu, ne se régénérant plus. L'ensemble du méristème apical se différencie, devient homogène (Pl. XXI, fig. 1) et va finir par se parenchymatiser.

Les trois ou quatre dernières bractées formées, à la différence de ce qui a été vu chez le *Poterium sanguisorba* L. (67), n'axillent plus de fleur (Fig. 43 a et Pl. XXI, fig. 1). A partir du moment où l'anneau initial s'épuise par manque de régénération, il n'y a plus d'initiations axillaires. En fait, le plus souvent, c'est toute la portion supérieure de la grappe qui va se mortifier et tomber (cf. Pl. XII, fig. 3).

— Au contraire, lorsque la grappe sera définie, le méristème apical ne ralentit pas son fonctionnement, mais, à la suite de la formation de la dernière bractée, c'est le premier sépale de la fleur terminale qui est initié par l'anneau initial inflorescentiel.

L'ontogenèse de cette fleur terminale est tout à fait semblable à celle

des fleurs latérales que nous avons examinée plus haut. La fig. 43 b et la planche XXI, fig. 2 montrent une telle fleur terminale ayant déjà produit ses sépales : à droite se trouve l'ébauche d'un sépale à l'intérieur duquel se reconnaît l'initiation d'une étamine du cycle externe, initiation qui s'effectue à partir des cellules périphériques du méristème apical superficiel ; à gauche, c'est un primordium de pétale qui est reconnaissable. Comme il apparaît sur ces figures, toutes les bractées, y compris les dernières formées, axillent un primordium floral, à la différence de ce que nous venons de remarquer dans un sommet de grappe qui sera indéfinie.

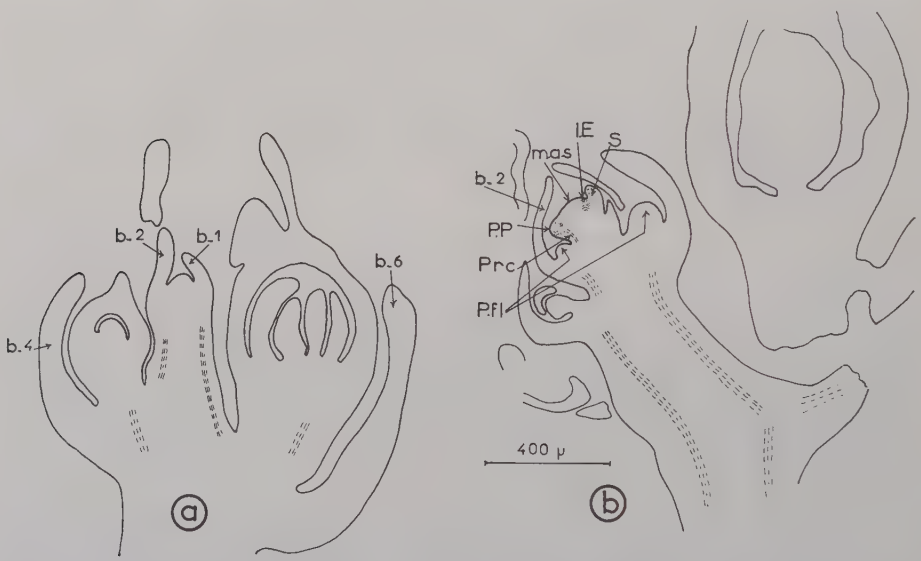


Fig. 43. — *Spartium junceum* L. Terminaison de la grappe.

a) *Cas de la grappe indéfinie sans fleur terminale* : le point inflorescentiel voit sa taille diminuer ; il se différencie progressivement et ralentit son fonctionnement. A l'aisselle des dernières bractées, il n'y a plus d'initiation florale (Cf. b-1 et b-2) : le méristème apical ne va pas tarder à mourir. Par contre les dernières fleurs formées se développent normalement.

b) *Cas de la grappe définie à fleur terminale* : les dernières bractées formées montrent des primordiums floraux normaux (P. fl) à leur aisselle. A la suite de la dernière bractée, le point inflorescentiel a donné naissance à un sépale. La fleur terminale montre un sépale (S) à l'aisselle duquel s'initie une étamine (I. E) et du côté opposé un jeune primordium de pétale (P. P) ayant déjà son cordon de procambium (Prc). Le méristème apical superficiel (m. a. s) est devenu homogène.

Remarquer l'avance prise dans son développement par la fleur terminale sur les derniers primordiums floraux axillaires.

Un fait est à relever : la fleur terminale est en avance sur les fleurs latérales immédiatement sous-jacentes : dans l'exemple représenté fig. 43 b et Pl. XXI, fig. 2 elle en est au stade de l'initiation de ses étamines, alors

que les dernières fleurs latérales initiées n'en sont encore qu'au stade primordium. Ceci semble être de règle chez les grappes à fleurs terminales, et, comme l'a dit R. Phelouzat (67), il semble bien que c'est parce qu'elle utilise un méristème déjà existant, le méristème inflorescentiel, que la fleur terminale puisse prendre de l'avance sur les fleurs latérales qui, elles, se construisent à partir d'un méristème nouveau.

La construction de la fleur terminale n'inhibe que faiblement le développement des derniers primordiums axillaires formés. En général, l'inhibition ne porte que sur les deux fleurs situées à l'aisselle des deux dernières bractées ; en effet, le développement de leurs primordiums en jeune fleur s'accomplit partiellement, mais ces fleurs n'arrivent pas au stade adulte ; elles tombent très tôt, alors que leur ontogenèse n'est pas encore totalement terminée, et sur les grappes définies (Pl. XII, fig. 2) on retrouve leurs traces d'insertion sous la fleur terminale.

CONCLUSION

De cette étude de l'ontogenèse végétative et inflorescentielle, chez le *Spartium junceum* L., quelques faits principaux sont à retenir.

1 — Premier point important, l'organogenèse de l'inflorescence en grappe *continue,* pour reprendre un terme employé par Bersillon (7), l'organisation du rameau feuillé ; tout comme chez le *Lathyrus aphaca* L., *le fonctionnement du méristème apical reste identique lors du passage de l'état végétatif à l'état reproducteur,* et une phase préflorale nette n'a pu être décelée. Les deux plantes, de ce point de vue, semblent donc très proches, mais chez le *Spartium,* ce sont des bractées qui sont formées pendant la phase reproductrice et non plus des feuilles ; d'autre part, une troisième hélice bractéale apparaît au moment du passage à l'état reproducteur.

Quant à l'initiation des méristèmes axillaires, tout comme chez le *Lathyrus,* elle est bien plus précoce au cours de la phase reproductrice que lors de la phase végétative, et leur organisation plus rapide.

Une *phase de transition,* lors du passage de la plante à la phase reproductrice, est également décelable chez le *Spartium,* uniquement par une rapidité moindre du développement des premiers primordiums floraux formés, et non pas des modifications intervenant au sein du méristème apical. Souvent même, ces premières fleurs s'initient encore à l'aisselle de feuilles véritables.

En fait, *il n'y a pas de différences fondamentales* entre le fonctionnement des méristèmes apicaux du *Spartium junceum* L. et du *Lathyrus aphaca* L. tout au long de leur développement végétatif ou reproducteur.

Pour ces deux exemples, *monopode florifère* et *plante produisant des*

grappes terminales, il semble que ce qui différencie l'organogenèse de la pousse feuillée de celle de la pousse reproductrice, c'est une différence de rythme dans l'initiation des méristèmes axillaires, et non pas une modification réelle du fonctionnement du méristème apical : les méristèmes floraux, qu'ils naissent à l'aisselle d'une feuille, ou bien à l'aisselle d'une bractée, sont initiés plus précocement et s'organisent plus rapidement que les méristèmes gemmaires végétatifs.

Il convient de distinguer ici entre cette accélération des initiations florales, qui est en liaison avec les processus physiologiques qui amènent la plante à produire des fleurs, alors que le méristème apical garde un fonctionnement inchangé, et la précocité de l'initiation des méristèmes végétatifs à l'aisselle des feuilles opposées-décussées des rameaux axillaires qui est, elle, en relation avec l'arrangement phyllotaxique des feuilles.

2 — On ne trouve une *zone en écaille de cellules aplaties* délimitant le futur initium du côté de l'apex, lors d'une initiation axillaire, que lorsque cette dernière suit de très près l'initiation de l'organe axillant, c'est-à-dire, chez le *Spartium junceum* L., au moment de l'initiation florale à l'aisselle d'une bractée, ou de l'initiation gemmaire à l'aisselle des feuilles opposées-décussées des rameaux axillaires. Ceci s'accorde avec ce que nous avons décrit chez le *Lathyrus aphaca* L.

A nouveau, nous devons admettre que la présence de cette *zone en écaille* dépend, ici aussi, de la *proximité du futur initium axillaire avec le secteur de l'anneau initial en restauration situé au-dessus de lui,* que ce secteur appartienne à l'anneau initial du méristème apical principal, ou à celui du bourgeon axillaire d'ordre précédent, comme nous l'avons vu lors de l'initiation des bourgeons axillaires surnuméraires.

3 — Autre fait important que nous devons signaler, et qui semble assez général cependant (67) (38) (7) : le nombre des centres générateurs augmente dans l'apex du *Spartium junceum* L. qui, primitivement végétatif, devient inflorescentiel et produit une grappe terminale. Une telle augmentation, par contre, ne nous était pas apparue chez le *Lathyrus.*

4 — Enfin, le fait que chez le *Spartium* la grappe terminale puisse être aussi bien définie qu'indéfinie, et que cependant, dans les deux cas, le fonctionnement du méristème apical au cours de la phase inflorescentielle est identique, nous amène à penser qu'il ne doit pas y avoir de différences essentielles entre les deux types de grappe classiquement distingués.

TROISIEME PARTIE

SAROTHAMNUS SCOPARIUS KOCH.

Tout comme le *Spartium junceum* L., le *Sarothamnus scoparius* Koch. est une Papilionacée arbustive, haute normalement de un à deux mètres (Pl. II). Cette plante possède de nombreux rameaux dressés et verts présentant cinq angles nets. Ces rameaux proviennent du développement des bourgeons axillaires formés à l'aisselle des feuilles de l'année précédente. En effet, le bourgeon terminal de chacun des rameaux qui se développent, au cours d'une année, meurt à la fin de l'été et tombe, après avoir produit une quarantaine de feuilles environ ; l'année suivante, ce seront les bourgeons axillés par ces dernières qui vont se développer à leur tour. Tous les rameaux, ainsi produits tout au long de la vie de la plante, sont orthotropes ; ils portent des feuilles dépourvues de stipules : les inférieures sont trifoliolées et pétiolées, les supérieures simples et sessiles.

Il arrive assez rarement que certains bourgeons axillaires, nés à l'aisselle de feuilles portées par un rameau de l'année, se développent cette même année en rameaux anticipés possédant uniquement des feuilles simples et sessiles.

Sur les rameaux, les feuilles, qu'elles soient trifoliolées ou simples, axillent toutes un bourgeon. Si, la plupart de ces bourgeons axillaires seront uniquement végétatifs et évolueront en rameaux axillaires importants (Pl. II, fig. 1 et 2), d'autres deviendront reproducteurs, et après une courte phase végétative se termineront par une fleur (Pl. II, fig. 2, 3, 4). Cette fleur terminale pourrait très facilement être prise pour une simple fleur axillaire, si, à la base du pédoncule floral, au niveau de son insertion près de la feuille axillante, ne se trouvaient pas deux ou trois écailles nettement reconnaissables (Pl. II, fig. 4).

Ces bourgeons axillaires, qui deviennent ainsi reproducteurs, sont plus abondants dans la partie supérieure des rameaux, ce qui a fait qualifier le *Sarothamnus scoparius* Koch. de plante dont les fleurs seraient groupées en grappes feuillées (24).

En fait, dans les portions apicales des rameaux, les bourgeons qui seront reproducteurs n'occupent pas toutes les aisselles foliaires dont certaines présentent un bourgeon qui restera uniquement végétatif. Dans ces

conditions il semble évidemment bien difficile de conserver l'idée de grappe, ainsi que de prévoir quel type de bourgeon axillera une feuille donnée.

1 — PHYLLOTAXIE

(96) (98)

a — Portion moyenne d'une tige ou d'un rameau

Sur les rameaux, les feuilles, qu'elles soient trifoliolées et pétiolées ou bien simples et sessiles, sont en disposition alterne et présentent entre elles un angle de divergence de 2/5. Les segments foliaires sont très nettement dessinés et occupent le 1/5 de la circonférence de la tige ; leurs limites latérales correspondent aux arêtes de celle-ci ; l'angle d'insertion est d'environ 72°.

L'étude des contacts parastiques dans la portion moyenne d'un rameau (Fig. 44, 1 en bas) nous amène à envisager trois dispositions phyllotaxiques possibles, les feuilles pouvant être réparties autour de la tige suivant deux, trois ou cinq hélices foliaires. Dans les deux premières possibilités, le sens d'enroulement des hélices peut être soit dextre, soit senestre, et la contiguïté entre les segments foliaires d'une même hélice, ainsi que les contacts parastiques entre les hélices différentes, se font par juxtaposition. Dans le cas de l'interprétation à cinq hélices, celles-ci seraient redressées en cinq orthostiques, la contiguïté entre segments foliaires d'une même hélice s'effectuant alors par superposition.

Rien, à première vue, ne permet de choisir entre ces différentes possibilités phyllotaxiques. Toutefois certains rameaux montrent des variations légères au niveau des contacts parastiques, variations qui sont les traces de perturbations peu importantes dans le fonctionnement du point végétatif. En général (Fig. 44,1) des rameaux, normaux à leur base, présentent, à partir d'un certain niveau, des segments foliaires devenus plus étroits, et n'arrivant plus au contact des segments de l'hélice voisine (située à leur gauche dans le cas représenté sur la figure 44,1, où l'on pouvait tracer à la base trois hélices senestres ; si l'on avait pu tracer trois hélices dextres, c'est avec les segments de l'hélice voisine située à leur droite que la perte du contact se serait produite). Ces observations nous amènent à penser que tout se passe comme si les centres générateurs avaient initié plus rapidement des formations foliaires à insertion plus réduite et dont les segments, plus étroits, se trouvent être décalés par rapport aux segments des hélices voisines. Le plus souvent de telles perturbations légères se régularisent peu à peu et, après la zone affectée, chaque segment foliaire occupe à nouveau le 1/5 environ de la circonfé-

rence de la tige. L'observation de tels rameaux à phyllotaxie légèrement perturbée nous amène, si nous voulons respecter la contiguïté des segments foliaires sur une même hélice, à considérer la présence de trois hélices foliaires comme étant la disposition phyllotaxique normale chez le *Sarothamnus scoparius* Koch.

L'étude des coupes transversales effectuées dans la portion apicale d'un rameau (Fig. 44, 5 et 6) vient à l'appui de cette interprétation à trois hélices, soit dextres, soit senestres.

La présence, constante, de trois hélices foliaires, chez le *Sarothamnus scoparius* Koch., nous a amené tout naturellement à rechercher si le nombre des hélices était établi d'emblée et immuable tout au long du développement de la tige principale ou des rameaux axillaires. En effet, chez les Dicotylédones, la disposition des feuilles suivant deux hélices foliaires seulement semble le type phyllotaxique normal, alors que les nombres d'hélices plus élevés font plutôt exception.

b — Passage de deux a trois hélices chez la tige principale

Chez la tige principale, l'étude de plants issus de germination, et âgés d'un an (Fig. 44,2), met en évidence, au-dessus des cotylédons, la présence seulement de quatre angles nets ; chaque segment foliaire occupe à peu près un quart de la circonférence de la tige ; l'angle d'insertion est sensiblement de 90°. Les deux premières feuilles formées à la suite des cotylédons semblent presque opposées-décussées, mais très vite la disposition alterne s'installe, les entre-nœuds successifs s'allongeant. Il est incontestable qu'à ce moment, les feuilles se répartissent suivant deux hélices foliaires ayant chacune pour origine l'un des deux cotylédons. La contiguïté entre les segments foliaires d'une même hélice, ainsi que les contacts parastiques entre les hélices différentes, s'établissent par juxtaposition. A partir de la sixième ou septième feuille formée, la tige montre cinq angles nets au lieu de quatre : l'angle d'insertion n'est plus alors que de 72° ; ceci est dû à l'apparition d'une troisième hélice foliaire qui persistera, conjointement avec les deux hélices primitives, tout au long de l'édification de la tige. Sur la figure 44,2, le segment foliaire de la première feuille f_7 de cette troisième hélice est en contact avec les segments de deux feuilles successives, f_4 et f_5, de l'hélice préexistante située à sa droite (le sens d'enroulement des hélices étant dextre).

Ce qui est frappant, c'est que l'apparition de cette troisième hélice foliaire, chez la tige principale, est brusque et n'est annoncée par aucune perturbation dans la disposition des feuilles sur la tige. Ceci s'explique par le fait que, lors de la naissance de la nouvelle hélice, ce sont deux segments moitié moins larges qui prolongent par leurs bords externes les

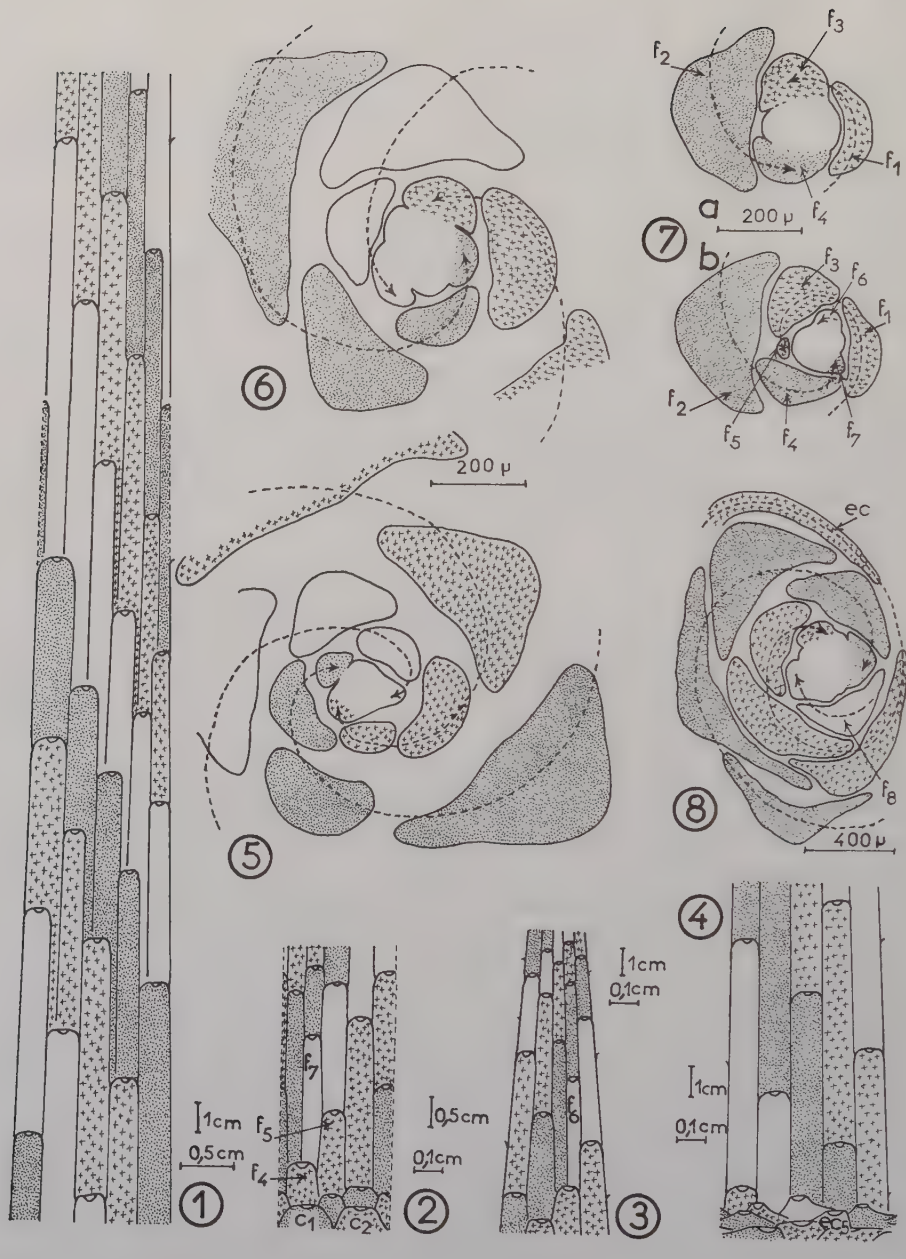


Fig. 44. — *Sarothamnus scoparius* Koch. Phyllotaxie.

1) Etalement dans un plan d'une portion de rameau avec représentation semi-schématique des segments foliaires. Les feuilles sont alternes et réparties suivant trois hélices foliaires. La contiguïté entre les segments foliaires d'une même hélice s'effectue par juxtaposition. L'angle de divergence est de 2/5. Le choix de trois hélices, senestres ici, s'impose si l'on veut respecter la contiguïté des segments foliaires sur une même hélice.

bords du segment foliaire sous-jacent normal. Nous n'avons jamais trouvé de feuille ou de segment foliaire doubles ou dédoublés.

c — Passage de deux a trois hélices chez les rameaux axillaires

Chez les rameaux axillaires, qu'ils soient normaux avec formation d'écailles avant l'hiver (Fig. 44, 4) ou bien anticipés (Fig. 44, 3), nous assistons également toujours à l'apparition précoce d'une troisième hélice foliaire. La première écaille ou feuille de cette troisième hélice est le plus souvent la 5e ou la 6e formation foliaire du rameau axillaire. Ici non plus, aucune perturbation notable n'accompagne la naissance de la troisième hélice.

— L'apparition de la troisième hélice foliaire se repère également sur les coupes transversales effectuées dans des bourgeons axillaires.

C'est ainsi que la fig. 44, 7 représente deux coupes pratiquées dans un jeune bourgeon de rameau axillaire anticipé : il n'y a pas eu formation d'écailles.

En a, la coupe a été faite à la base du bourgeon et intéresse les premières feuilles formées qui sont disposées suivant deux hélices foliaires seulement. En b, la coupe intéresse le niveau d'insertion de la première feuille f_6 de la troisième hélice ; un nouveau centre générateur est né

---

2) Apparition de la troisième hélice foliaire chez la tige principale : trois hélices dextres ; f_7 : première feuille de la troisième hélice. C_1, C_2 : cotylédons.
3) Apparition de la troisième hélice foliaire chez un rameau axillaire anticipé. Trois hélices dextres ; f_6 : première feuille de la troisième hélice.
4) Apparition de la troisième hélice foliaire chez un rameau axillaire normal. Trois hélices senestres ; la troisième hélice commence avec la cinquième écaille formée ec_5.
5) Coupe transversale, dans le sommet d'un rameau, mettant en évidence la présence de trois hélices foliaires senestres.
6) Coupe transversale, dans le sommet d'un rameau mettant en évidence la présence de trois hélices foliaires dextres.
7) Coupes transversales dans un bourgeon axillaire anticipé ayant formé sept feuilles (f_7 est encore à l'état de primordium) et montrant l'apparition de la troisième hélice foliaire.
   En a : base du bourgeon ; seulement deux hélices sont présentes.
   En b : niveau d'insertion de la première feuille f_6 de la troisième hélice.
8) Coupe transversale dans un bourgeon axillaire normal ayant formé 14 écailles (ec) et feuilles (les deux dernières feuilles f_{13} et f_{14} respectivement à l'état de primordium et d'initium ne sont pas visibles sur cette coupe qui est effectuée sous le niveau d'insertion de f_{13}). La troisième hélice foliaire est apparue avec la huitième feuille formée f_8.

dans une région du point végétatif qui était normalement dans la phase de repos relatif, et, sur cette coupe transversale, la première feuille qu'il forme (f_6) est intercalée entre deux feuilles successives, f_1 et f_3, de l'une des deux hélices préexistantes.

Sur la fig. 44, 8, c'est une coupe faite dans un bourgeon de rameau axillaire normal qui est représentée : les premières formations foliaires formées sont des écailles. La troisième hélice commence avec la huitième formation foliaire qui est une feuille trifoliolée.

L'étude des coupes transversales confirme la diminution de l'angle d'insertion des feuilles, lorsqu'apparaît la troisième hélice foliaire (comparer les fig. 44, 7 a et b, par exemple).

Chez le *Sarothamnus scoparius* Koch., il y a donc présence constante de trois hélices foliaires, aussi bien chez la tige principale que chez les rameaux axillaires. Mais le fait important réside en ce que l'apparition de la troisième hélice est toujours tardive ; elle est postérieure à celle des deux autres hélices. Dans tous les cas envisagés, la naissance de la troisième hélice est brusque et semble due à la formation d'un nouveau centre générateur de feuilles dans le point végétatif. Nous ne pensons pas que ce soit là le résultat du dédoublement de l'un des deux centres générateurs préexistants ; mais dans ce cas précis, une preuve irréfutable est difficile à donner. L'apparition de ce troisième centre générateur ne modifie pas le fonctionnement des deux centres préexistants. La première feuille ou écaille de cette troisième hélice se trouve être, assez régulièrement, la sixième ou septième formation foliaire seulement produite par le point végétatif. Tout se passe comme si le nouveau centre générateur ne pouvait naître que dans un anneau initial bien différencié, et ayant déjà fonctionné un certain temps, avec deux centres générateurs initiaux, comme il est de règle chez la plupart des Dicotylédones.

Ceci nous laisse supposer que, chez le *Sarothamnus scoparius* Koch., la disposition des feuilles suivant trois hélices ne représente qu'un arrangement phyllotaxique acquis secondairement. Il apparaît, une fois encore, que *la disposition des feuilles suivant deux hélices seulement doit représenter le type phyllotaxique normal chez les Dicotylédones.*

Une dernière constatation s'impose : ce qui est remarquable, chez le *Sarothamnus scoparius* Koch., c'est la constance du phénomène que représente la naissance d'une troisième hélice foliaire ainsi que sa stabilité. Toutes les tiges et rameaux axillaires étudiés, qu'ils soient anticipés ou non, montrent le passage de deux à trois hélices foliaires. Par contre, nous n'avons jamais rencontré d'échantillons ayant conservé leurs deux hélices initiales ou les ayant retrouvées par disparition du troisième centre générateur avant la mort du méristème apical des tiges ou rameaux.

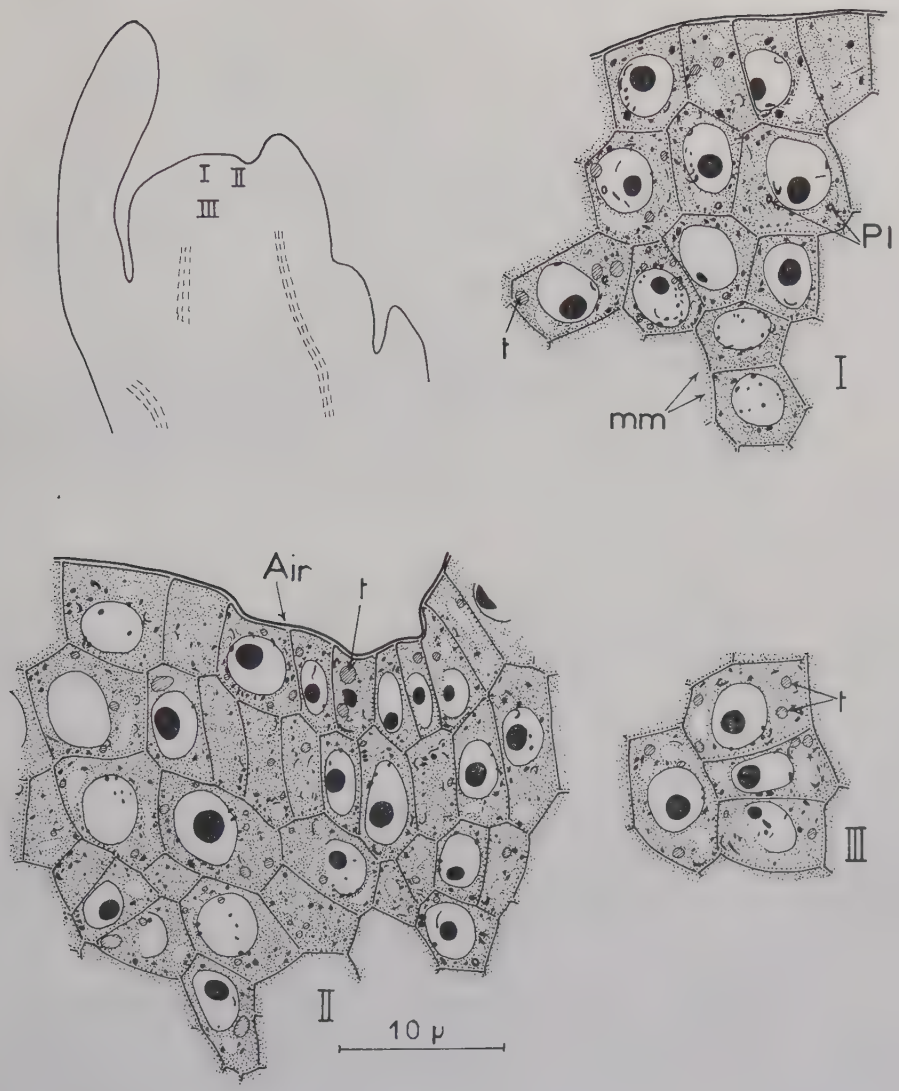


Fig. 45. — Caractères cytologiques des différents territoires du point végétatif du *Sarothamnus scoparius* Koch. Coupe longitudinale (Regaud-Hématoxyline).

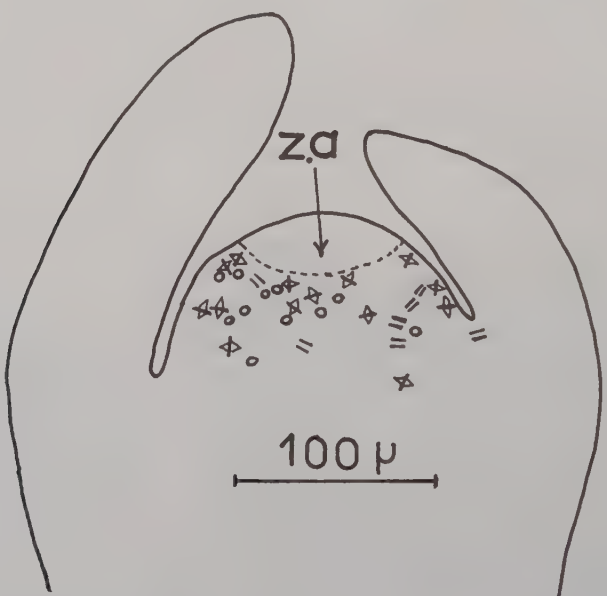
I : Méristème d'attente peu méristématique, montrant quelques plastes (Pl) dans ses cellules. Chondriome assez épais. Présence de tanins (t) sous forme de petites inclusions. Remarquer que le méristème médullaire (m. m) remonte très haut.

II : Anneau initial en restauration (A. i. r) montrant des cellules très méristématiques. Noter cependant la présence de tanins (t). L'état plus méristématique de ces cellules de l'anneau initial est principalement marqué par le chondriome plus fin, surtout ponctiforme, et la grande réduction du système vacuolaire.

III : Méristème médullaire.

2 — FONCTIONNEMENT DU MERISTEME APICAL

La structure du point végétatif du *Sarothamnus scoparius* Koch. est la structure classique. En coupe longitudinale (Pl. XXII, fig. 1) il est assez bombé et mesure en moyenne 50 μ en hauteur sur 100 à 140 μ en largeur. On peut y reconnaître une tunica formée de deux assises et qui recouvre un corpus réduit sous lequel se trouve le méristème médullaire (Fig. 45 et 47 et Pl. XXII, fig. 1).



o : prophase ; ϕ : métaphase ; = : anaphase ou télophase.

Fig. 46. — Coupe longitudinale du point végétatif. Relevé de mitoses mettant en évidence la zone apicale (z. a) inactive (méthode de superposition des coupes).

Comme chez les deux autres plantes, envisagées précédemment, les moyens d'étude classiques mettent en évidence les régions actives du point végétatif. Aussi bien les études cytologiques (Fig. 45) que la répartition des mitoses (Fig. 46), ou que la localisation des acides ribonucléiques par l'emploi du test de Brachet (Pl. XXII, fig. 1) nous amènent à situer l'activité du point végétatif principalement dans ses flancs. Nous retrouvons un anneau initial organogène, un méristème médullaire qui remonte

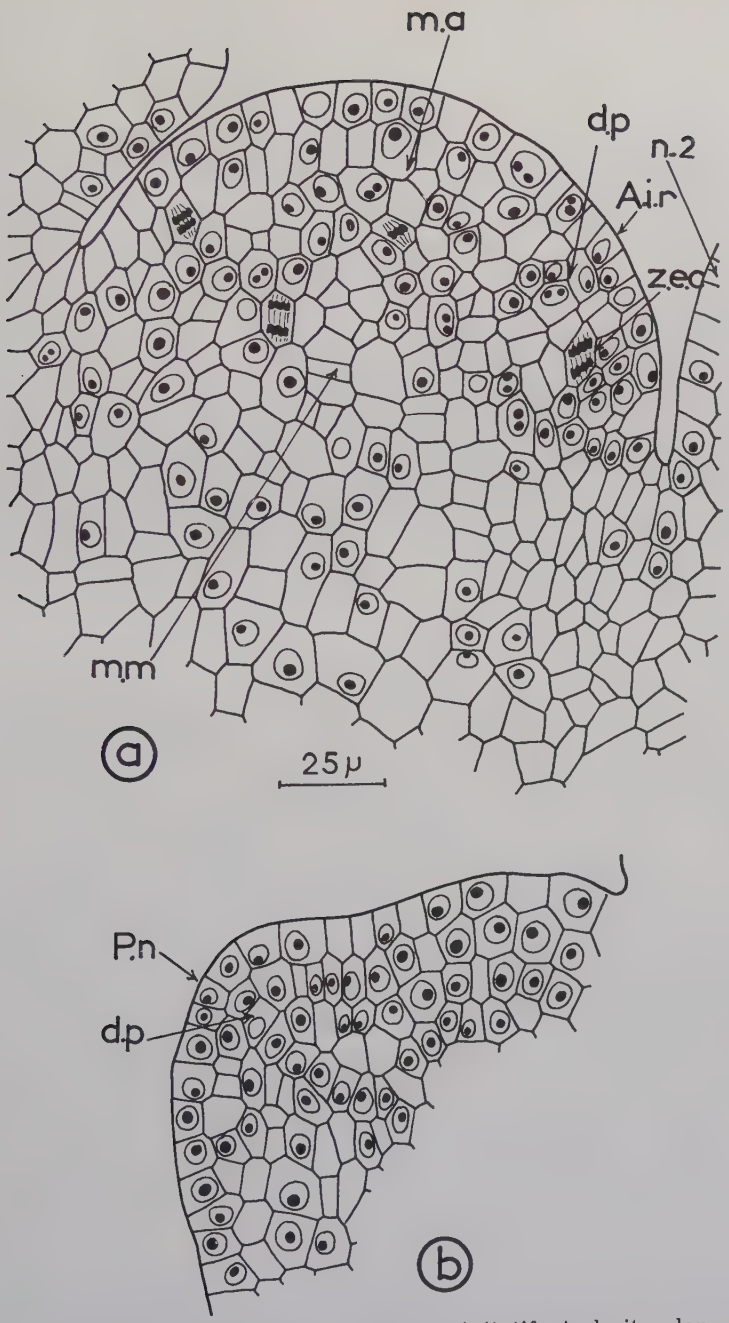


Fig. 47. — a) Coupe longitudinale du point végétatif. A droite, dans l'anneau initial restauré (A. i. r) division péricline sous-épidermique (d. p) précédant l'initiation de la future feuille qui serait n+1. A la base de l'anneau initial restauré, division anticline annonçant la formation de la *zone en écaille* (z. ec) qui isolerait le futur initium gemmaire ; celui-ci se développerait à l'aisselle de la feuille qui est actuellement n-2.
m. a : méristème d'attente ; m. m : méristème médullaire.
(Navachine-Hématoxyline).
b) Tout jeune primordium foliaire (P. n).
(Test de Brachet).

assez haut (Cf. fig. 45) et un méristème d'attente dont les cellules légèrement différenciées sont moins méristématiques.

L'observation de coupes fixées par le fixateur de Navachine (Fig. 48 et Pl. XXII, fig. 2) ou bien par le fixateur de Regaud (Fig. 45) montre que les cellules différenciées du *Sarothamnus scoparius* Koch. sont remplies de tanins sous forme de nombreuses inclusions pouvant parfois atteindre une grande taille (7 μ de diamètre et plus). Par contre dans les cellules du point végétatif, si les tanins sont présents, c'est uniquement sous forme d'inclusions minuscules (0,3 μ à 0,9 μ de diamètre). L'importance des inclusions de tanins à l'intérieur des cellules permet donc de limiter avec précision le point végétatif. Il est à remarquer que si, parfois, à l'intérieur des cellules du méristème médullaire, certaines inclusions de tanins peuvent atteindre 2 à 2,5 μ de diamètre (Fig. 48), on ne trouve jamais, par contre, dans les cellules du méristème d'attente, d'inclusions de grande taille, pas plus d'ailleurs que dans les cellules de l'anneau initial. Cette constatation nous confirme nettement que si les cellules du méristème d'attente sont légèrement différenciées et non actives, elles n'en conservent pas moins un caractère méristématique très prononcé, et qu'elles n'atteignent jamais un stade de différenciation irréversible. Ceci est d'autant plus intéressant que, chez le *Sarothamnus scoparius* Koch., jamais le méristème d'attente ne deviendra fonctionnel.

D'autre part, les cellules de procambium ne contiennent, également, que des inclusions de tanins de petite taille (1,5 à 2 μ de diamètre) (Fig. 48 et Fig. 51). Ceci s'accorde avec le fait que ces cellules ne sont pas encore très différenciées.

Les feuilles sont initiées latéralement par des divisions périclines sous-épidermiques dans l'anneau initial (Fig. 47). Avant la surrection verticale de l'ébauche, le soubassement foliaire se construit et s'épaissit (Fig. 47 b et Pl. XXII, fig. 2).

Après l'initiation d'une feuille dans un secteur de l'anneau initial, ce dernier se restaure, et, ce qui est important à noter, à sa base et à son contact, par des divisions anticlines, commence à s'individualiser une *zone en écaille* (Fig. 47 a). Cette zone isolera de l'anneau initial restauré quelques cellules sous-jacentes.

Enfin, nous avons vu plus haut que, dans le point végétatif du *Sarothamnus scoparius* Koch., il y avait trois centres générateurs de feuilles. L'étude des coupes transversales (Fig. 44 et Pl. XXIII, fig. 1) met en évidence que ce point végétatif possède un fonctionnement plastochronique, les trois centres générateurs parcourant l'anneau initial d'un mouvement régulier. Tout comme chez le *Spartium junceum* L., et à la différence du *Lathyrus aphaca* L., chaque secteur de l'anneau initial traverse successivement les trois phases : morphogène, de régénération et de repos relatif.

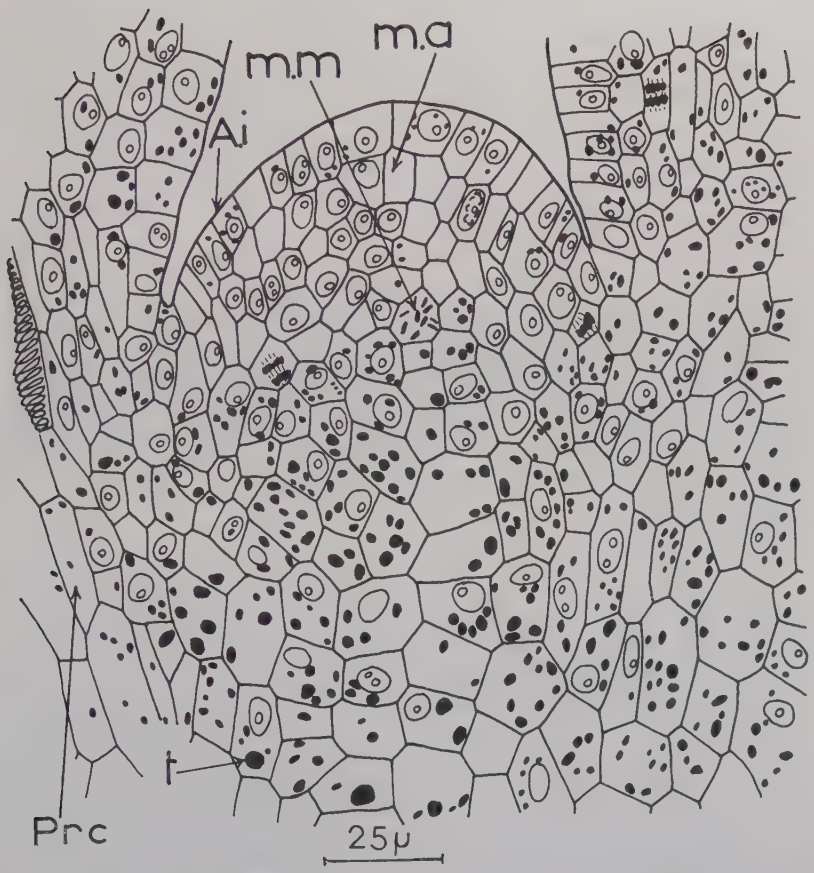


Fig. 48. — Coupe longitudinale d'un bourgeon terminal. (Navachine-Hématoxyline). Les tanins conservés par la fixation ont été figurés. Leur abondance est très grande dans toutes les cellules, sauf dans celles du point végétatif où ils ne sont représentés que par des inclusions minuscules (comparer avec la fig. 45).

A. i : anneau initial ; m. a : méristème d'attente ; m. m : méristème médullaire ; Prc : procambium ; t : tanins.

(Exceptionnellement ici, les nucléoles ne sont pas figurés en noir, mais simplement par leur contour. Cette figuration sera reprise pour les figures 51 et 53).

3 — ONTOGENESE DES BOURGEONS AXILLAIRES VEGETATIFS (102)

Nous venons de voir, au cours de l'étude du point végétatif (Fig. 47 a), que très tôt, au contact de la base de l'anneau initial restauré, après la surrection de la feuille n-2, une *zone en écaille* de cellules aplaties prenait naissance par divisions anticlines. L'apparition de cette *zone en*

écaille est le premier signe de l'initiation d'un bourgeon axillaire, qui s'effectuera à partir des cellules méristématiques (vacuoles réduites, chondriome ponctiforme) ainsi isolées à l'aisselle de la feuille n-2. C'est à l'aisselle de la feuille n-3 que nous trouvons l'initium gemmaire bien individualisé et actif. Il est caractérisé par une reprise d'activité au sein de l'îlot de cellules légèrement différenciées qu'avait isolé la zone en écaille (Fig. 49 a, 50 et 51 ; Pl. XXII, fig. 3). Cette reprise d'activité, outre une dédifférenciation des cellules, se marque par l'apparition de divisions péricline profondes, premiers signes annonçant la surrection du futur primordium. Il est à remarquer que ni les cellules de la *zone en écaille,* ni les cellules de l'initium gemmaire, ne contiennent des inclusions de tanins de grande taille (Fig. 50 et 51 ; Pl. XXII, fig. 2), mais au contraire des inclusions très réduites. Ceci vient confirmer l'état méristématique et peu différencié de ces cellules. *La zone en écaille* se reconnaît tout aussi bien sur les coupes transversales (Fig. 49 b ; Pl. XXIII, fig. 1 et 2) que sur les coupes longitudinales.

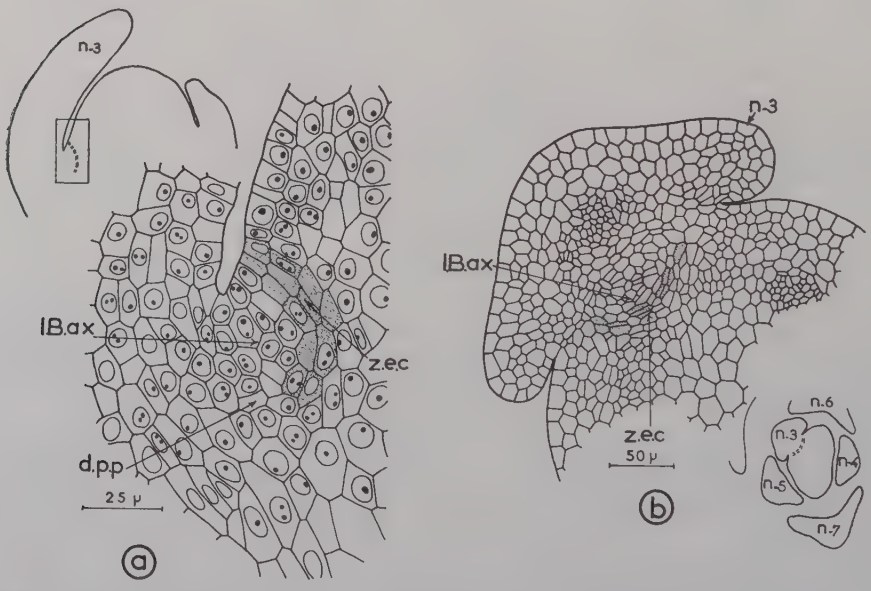


Fig. 49. — Initium gemmaire à l'aisselle de la feuille n-3.
a) Coupe longitudinale (Navachine-Hématoxyline).
La *zone en écaille* (z. ec) qui s'était formée au contact de l'anneau initial est à présent bien développée et isole l'initium du bourgeon axillaire (I. B. ax).
d. p. p : division péricline profonde annonçant la formation de l'initium.
b) Coupe transversale (Brasil-Hématoxyline).
La *zone en écaille* vue en coupe longitudinale est également reconnaissable ici.

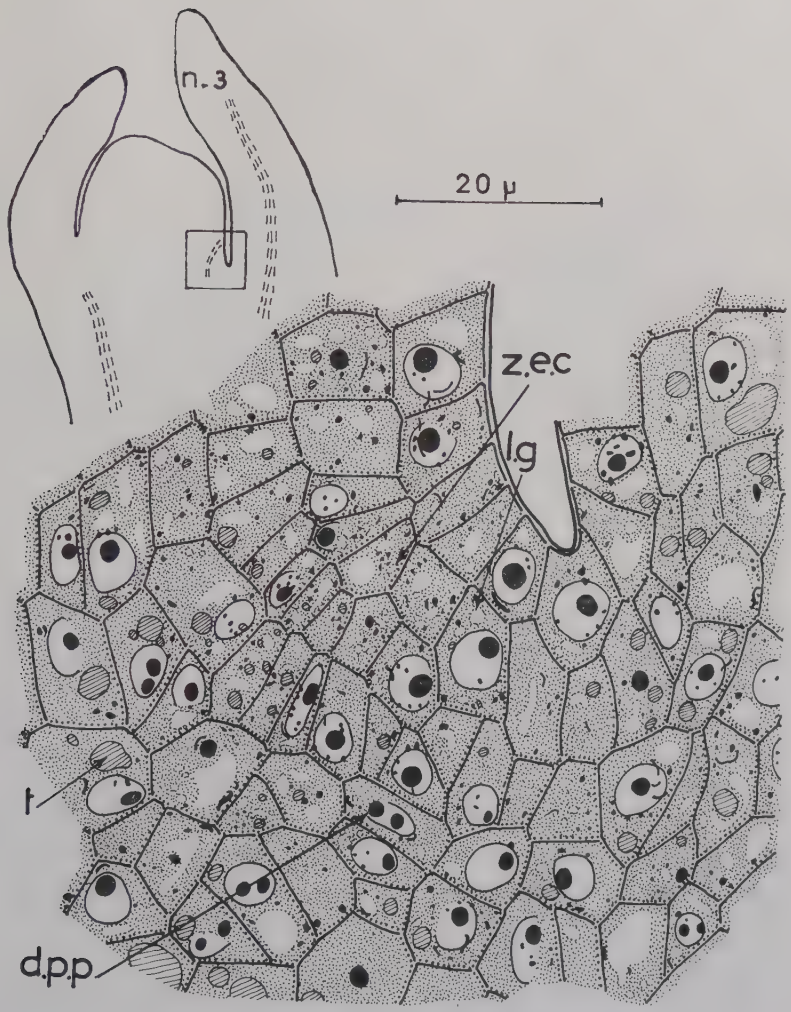


Fig. 50. — Initium gemmaire à l'aisselle de la feuille n-3. Coupe longitudinale. (Regaud-Hématoxyline).

Les cellules de l'initium (I. g) montrent un état méristématique certain (chondriome ponctiforme, système vacuolaire réduit, tanins (t) sous forme d'inclusions minuscules ou bien plus fréquemment absents).

Les cellules de la *zone en écaille* (z. ec) sont déjà légèrement moins méristématiques (tanins plus abondants, nucléoles plus petits).

d. p. p : division péricline profonde marquant le début de la formation de l'initium.

Le primordium gemmaire le plus proche de l'apex, lui, n'est reconnaissable, sous forme d'un bombement méristématique indifférencié, qu'à l'aisselle de la feuille n-5 le plus souvent (Fig. 52 et 53 a). A ce moment, les cellules de la *zone en écaille* commencent à perdre leur forme étroite

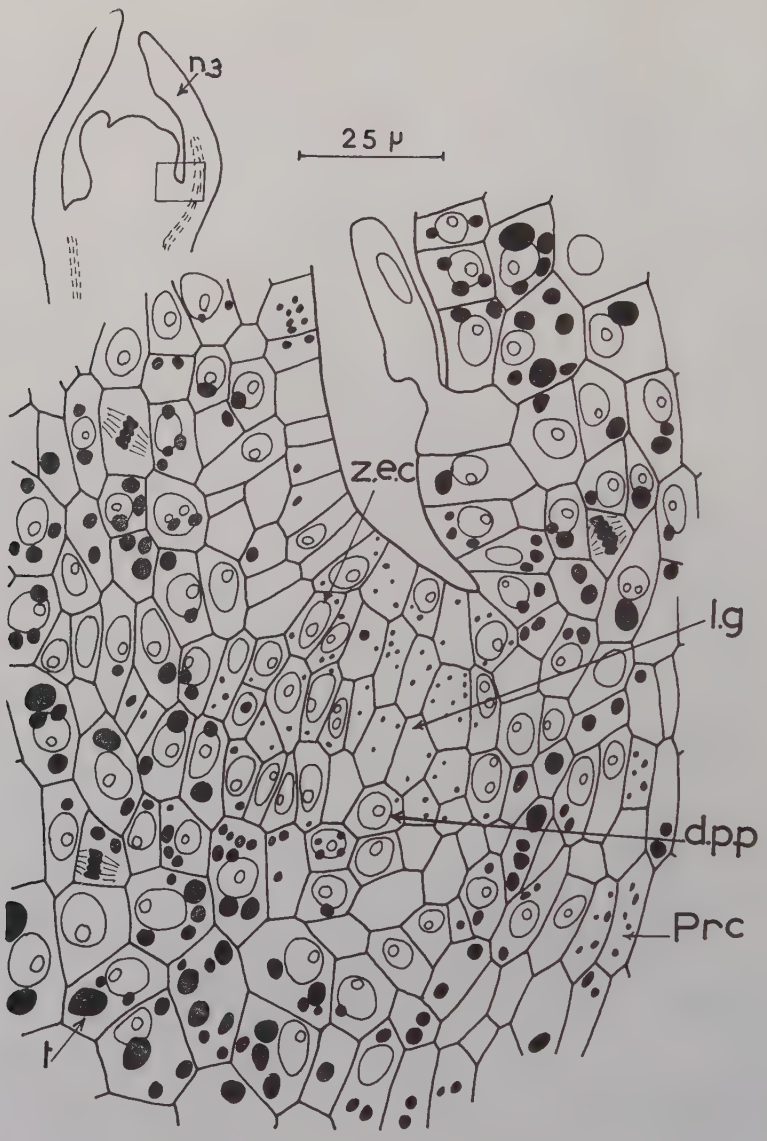


Fig. 51. — Initium gemmaire à l'aisselle de la feuille n-3. Coupe longitudinale. (Navachine-Hématoxyline).

Les tanins (t) conservés par la fixation ont été figurés. Ils sont très abondants dans toutes les cellules, sauf dans celles des régions méristématiques : initium gemmaire (I. g), zone en écaille (z. ec) et procambium de la feuille n-3 (Prc), où ils sont sous forme d'inclusions minuscules.

d. p. p : division péricline profonde.

et allongée ; elles s'élargissent peu à peu pour reprendre une forme normale au fur et à mesure que le primordium gemmaire grossit : à l'aisselle de la feuille n-7, on ne les reconnaît plus (Fig. 53 b). En même temps que le primordium gemmaire commence à se bomber, son méristème médullaire s'individualise. L'installation de ce dernier s'effectue donc très tôt au cours de l'ontogenèse du bourgeon axillaire végétatif, tout comme nous l'avons déjà signalé chez le *Lathyrus aphaca* L. et le *Spartium jun-*

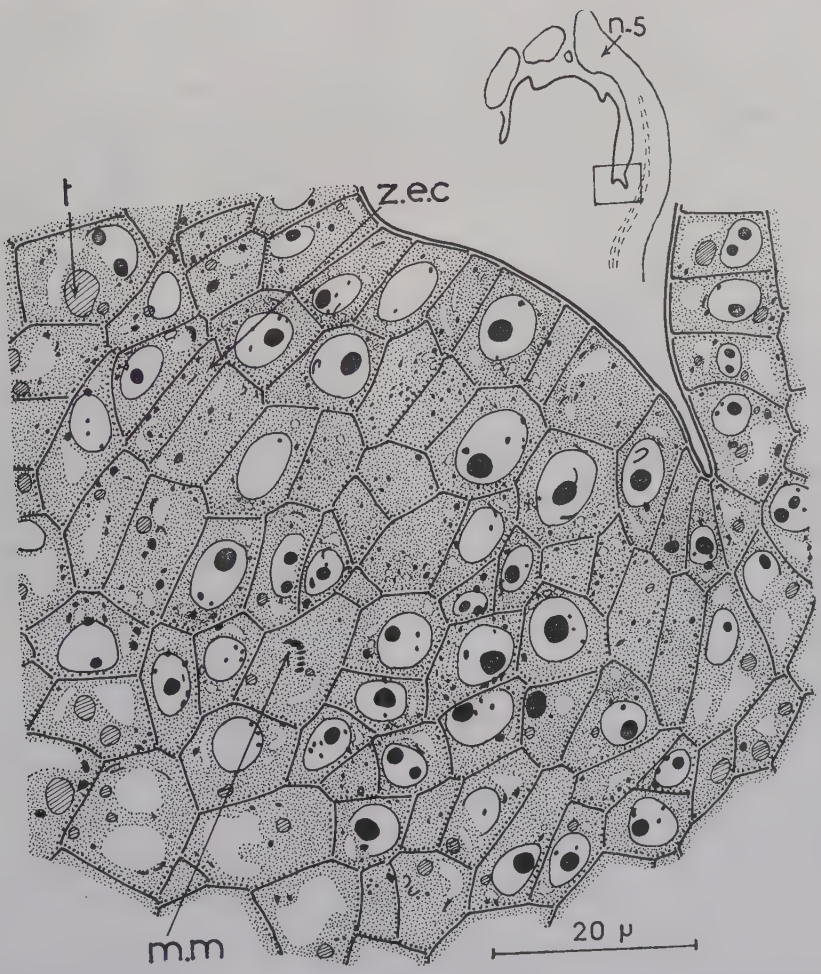


Fig. 52. — Jeune primordium gemmaire à l'aisselle de la feuille n-5. Coupe longitudinale. (Regaud-Hématoxyline). Toutes les cellules montrent un état très méristématique.

Le méristème médullaire (m. m) du futur bourgeon commence à s'individualiser. Les cellules de la *zone en écaille* (z. ec) encore reconnaissable à gauche, perdent leur forme aplatie, et certaines présentent déjà des tanins (t) en inclusions plus importantes.

ceum L. Au cours des premiers temps de son développement, le primordium gemmaire, avant qu'il ne soit structuré et ne commence à fonctionner, montre des cellules toujours dépourvues de grosses inclusions de tanins (Fig. 53 b et Pl. XXIV, fig. 3). Ceci est évidemment en accord avec l'état très méristématique et indifférencié des cellules de ce primordium au moment où commence sa surrection.

Très rapidement, le primordium gemmaire ainsi édifié acquiert une structure apicale identique à celle du point végétatif terminal (Fig. 54 a et Pl. XXIV, fig. 1). A ce moment ce primordium se trouve soit à l'aisselle de la feuille n-7, soit à l'aisselle de la feuille n-8. Ce méristème axillaire, ainsi structuré, commence à fonctionner et initie dans le cas général ses

Fig. 53. — Primordium gemmaire. Coupes longitudinales. (Navachine-Hématoxyline).

a) Jeune primordium commençant à se bomber, à l'aisselle de la feuille n-5. La *zone en écaille* (z. ec) est encore visible à droite. Les tanins (t) sont présents en grande quantité dans les cellules différenciées ; par contre, ils sont absents, ou réduits à des inclusions minuscules, dans les cellules plus méristématiques, du jeune primordium gemmaire.
m. m : méristème médullaire.

b) Primordium plus âgé à l'aisselle de la feuille n-7. Les cellules de ce primordium restent dépourvues de tanins, ou presque. On ne retrouve plus trace de la zone en écaille.

premières écailles, normalement par des divisions périclines sous-épidermiques (Fig. 54 b et Pl. XXIV, fig. 2).

Ainsi donc, chez le *Sarothamnus scoparius* Koch., le bourgeon axillaire végétatif n'est initié qu'avec deux plastochrones de retard sur l'initiation de sa feuille axillante. Deux ou trois autres plastochrones sont à ce moment nécessaires pour qu'il atteigne le stade de primordium indifférencié, que deux nouveaux plastochrones encore, au moins, séparent du stade de primordium structuré.

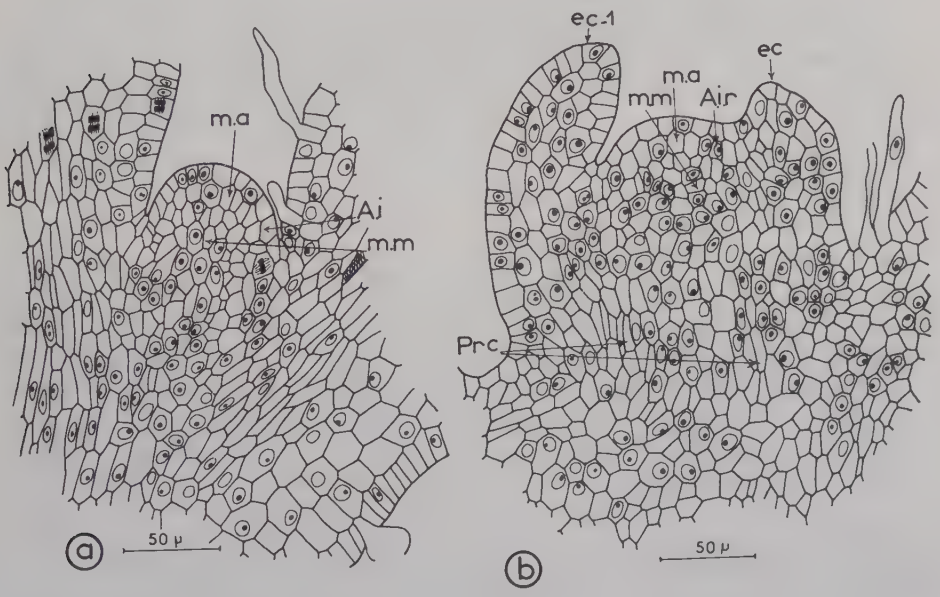


Fig. 54. — Evolution du primordium gemmaire. Coupes longitudinales. (Navachine-Hématoxyline).

a) Primordium structuré à l'aisselle de la feuille n-7. Les flancs ont subi une dédifférenciation : l'anneau initial (A. i) est prêt à fonctionner. Les cellules du méristème médullaire (m. m) sont encore allongées.
m. a : méristème d'attente.

b) Jeune bourgeon axillaire ayant déjà produit deux écailles (ec, ec-1). La coupe est effectuée dans un plan tangent à l'insertion de la feuille axillante, et est, de ce fait, perpendiculaire au plan de la coupe du primordium représentée en a. A droite l'anneau initial se régénère (A. i. r) pendant la surrection de la deuxième écaille (ec). Les cellules du méristème médullaire montrent à présent une forme aplatie typique. Les premiers éléments du procambium (Prc) des deux premières écailles sont déjà visibles.

Les méristèmes axillaires ainsi édifiés produisent quatre à six écailles. Ensuite, les bourgeons les plus anciens initient déjà quelques feuilles normales trifoliolées qui resteront cachées sous les écailles, durant la mauvaise saison.

Vers la fin de la période annuelle de végétation active, au cours de l'automne, la zonation des points végétatifs des jeunes bourgeons axillaires s'estompe et leur activité cesse (Pl. XXV, fig. 1). Il est intéressant de constater que si, à ce moment, le point végétatif s'arrête momentanément de fonctionner, ses cellules n'en demeurent pas moins assez différenciées et méristématiques ; en particulier les tanins s'y présentent toujours uniquement sous forme d'inclusions très petites (Pl. XXV, fig. 2) ; toutefois ces dernières semblent plus abondantes à ce moment. En fait l'ensemble des cellules du point végétatif passe alors par une phase de repos longue (tout l'hiver) pendant laquelle elles ne sont le siège d'aucune mitose. Au printemps de l'année suivante, la zonation réapparaît (Pl. XXV, fig. 3) et l'anneau initial recommence à fonctionner normalement et à produire des feuilles trifoliolées.

Dans les cas où les bourgeons axillaires végétatifs se développent en rameaux anticipés l'année même de leur initiation, il n'y a pas production d'écailles ; les premières productions latérales du point végétatif sont alors des feuilles normales.

Le fait essentiel à retenir de cette ontogenèse c'est la présence d'une *zone en écaille* qui apparaît au moment de l'initiation axillaire. Ceci est à rapprocher du fait que le méristème gemmaire s'initie relativement tôt, à l'aisselle de la feuille n-2 aux dépens de cellules très méristématiques, encore au contact des cellules du méristème apical et à peine différenciées. La *zone en écaille* isole alors les cellules du futur initium axillaire de celles du point végétatif.

4 — ONTOGENESE DES BOURGEONS AXILLAIRES REPRODUCTEURS

(102)

Nous avons remarqué que les fleurs, qui semblent à première vue axillaires, montrent à la base de leur pédoncule quelques écailles, tout comme les jeunes rameaux axillaires. Nous en avons déduit qu'en réalité, chez le *Sarothamnus scoparius* Koch., les fleurs doivent être terminales, à l'extrémité de très courts rameaux qui, eux, seraient axillaires. Seule l'étude de l'ontogenèse des bourgeons axillaires reproducteurs pouvait nous apporter la confirmation nécessaire.

Il est extrêmement aléatoire de vouloir prévoir le devenir d'une formation axillaire : donnera-t-elle naissance à un rameau axillaire végétatif, ou bien à un rameau reproducteur ? La seule certitude que l'on puisse avoir est que les bourgeons reproducteurs se développent principalement à l'aisselle des feuilles les plus élevées sur les rameaux, sans cependant

que toutes les formations axillaires successives soient alors forcément reproductrices.

a) Phase végétative du développement du bourgeon axillaire reproducteur

Le début de l'ontogenèse du bourgeon axillaire reproducteur est tout à fait comparable à celui d'un bourgeon uniquement végétatif.

Lorsqu'il a atteint le stade de primordium structuré (cf. fig. 54 a), le méristème axillaire reproducteur produit des écailles en nombre réduit (quatre à six au maximum) (cf. fig. 54 b). Au contraire de ce qui se passe chez le bourgeon axillaire végétatif, il n'y a, par contre, jamais production de feuilles normales à la suite des écailles.

Ainsi donc, avant d'être reproducteur, ce bourgeon est d'abord uniquement végétatif. Avant le repos hivernal, il atteint généralement un stade analogue à celui représenté Planche XXV, fig. 1 pour le bourgeon axillaire végétatif.

b) Evolution en méristème reproducteur

L'évolution d'un tel bourgeon, encore en phase végétative, en bourgeon reproducteur, peut commencer avant l'arrêt de végétation annuel, ou bien ne se produire qu'après l'hiver. Dans un cas comme dans l'autre, le point végétatif acquiert une structure spéciale correspondant à la *phase de transition* que Bersillon (5) a décrite au cours de son étude du développement de la fleur terminale chez des Papavéracées.

A la fin de la phase végétative, après la production des écailles, le méristème apical du bourgeon axillaire s'élargit et surtout s'allonge fortement (Fig. 55 a et Pl. XXVI, fig. 1 a et 1 b), par élongation des cellules du méristème médullaire et de la moelle, et par une augmentation des divisions cellulaires dans l'ensemble du point végétatif qui va passer ainsi, en moyenne, de 32 μ à 78 μ en hauteur et de 66 μ à 90 μ en largeur. En même temps, la zonation à tendance à s'estomper. Cet allongement important est caractéristique de la *phase de transition* qui précède l'ontogenèse de la fleur terminale.

Le fonctionnement du point végétatif demeure cependant de type végétatif pour l'initiation, successivement, sur ses flancs, assez bas sous le sommet, de trois formations foliaires réduites, dont le soubassement est très peu important. Ces initiations se font par divisions périclines sous-épidermiques dans l'anneau initial en voie d'épuisement (Fig. 55 c et Pl. XXVI, fig. 2 a et 2 b).

Le plus souvent, au cours de cette *phase de transition* et avant l'initiation des trois formations foliaires réduites, une *zone en écaille* de cellules

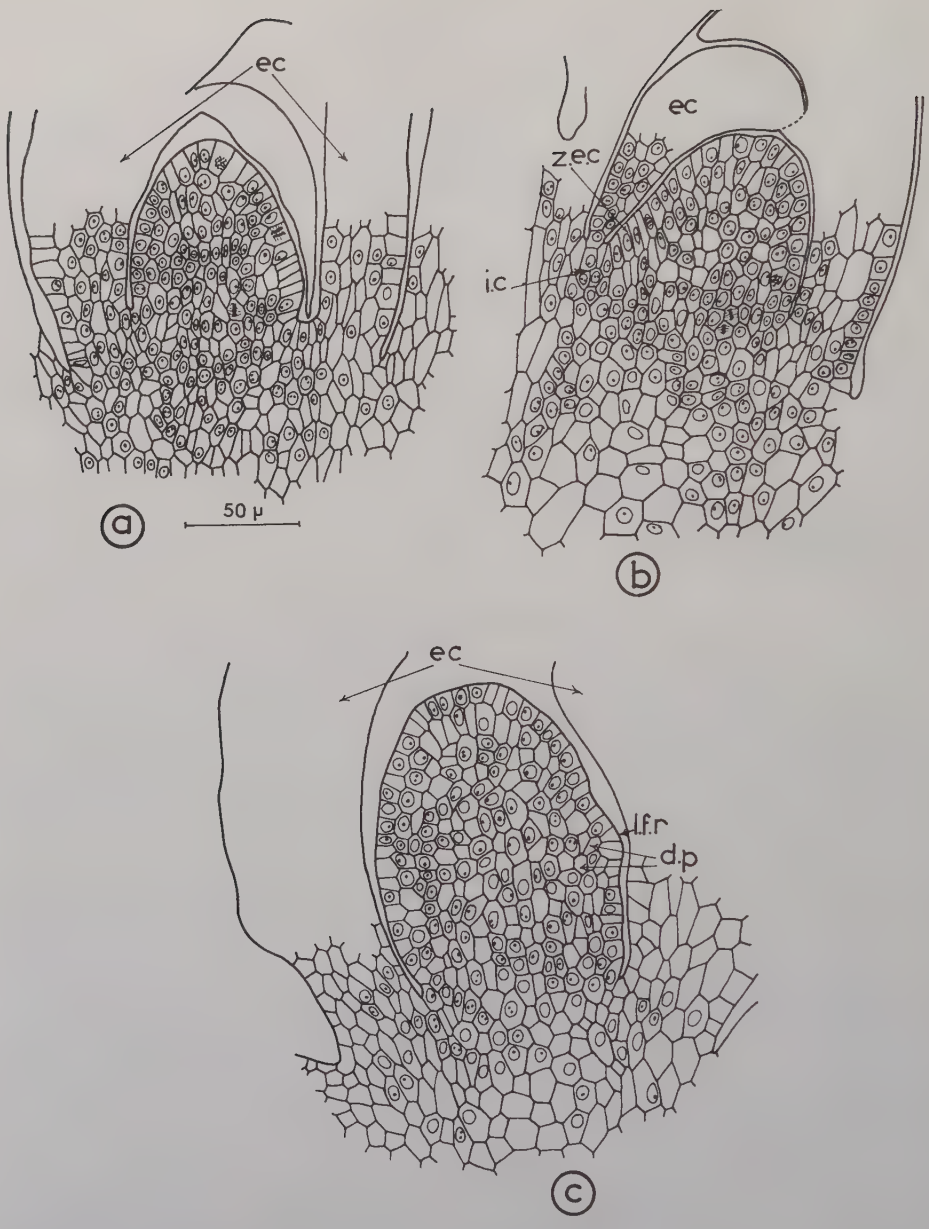


Fig. 55. — Evolution du bourgeon axillaire végétatif en bourgeon reproducteur : la *phase de transition.*

a) Début de la phase de transition. Après le développement des dernières écailles (ec) formées, l'apex s'allonge fortement. Les divisions cellulaires sont nombreuses dans l'ensemble du point végétatif et il y a élongation des cellules de la moelle. (Brasil-Hématoxyline).

b) Stade semblable à celui représenté en a, mais la coupe passe par l'aisselle de la dernière écaille formée. Dans le point végétatif en phase de transition une *zone en écaille* (z. ec) naît au contact des cellules basales

aplaties apparaît au contact des cellules d'un secteur de l'anneau initial et isole un massif cellulaire à l'aisselle de la dernière écaille formée au cours de la phase purement végétative (Fig. 55 b et Pl. XXVII, fig. 1). L'installation d'une telle zone laisse supposer qu'on est en présence d'un méristème gemmaire, à l'aisselle de la dernière écaille.

5 — ONTOGENIE DE LA FLEUR

A la fin de la phase de transition, après l'initiation des trois formations foliaires réduites, le point végétatif devient *floral* et subit une déformation dissymétrique : il se renfle en s'aplatissant plus sur une face latérale au moment de l'initiation des sépales (Fig. 56 c et Pl. XXVII, fig. 2). La portion située sous ce renflement deviendra le pédoncule. Les sépales sont initiés successivement, à partir du reste de l'anneau initial, par des divisions périclines dans la deuxième et la troisième assises sous-épidermiques. Nous admettrons ici que le premier sépale à être initié est le sépale ventral, tout comme chez le *Lathyrus* ou le *Spartium*, bien qu'en fait on ne puisse orienter la fleur, puisqu'elle est terminale, par rapport à l'axe que représenterait le rameau porteur de la feuille axillant le bourgeon reproducteur.

Le méristème d'attente se différencie, et devient très rapidement fonctionnel, se transformant en méristème apical superficiel.

Les pétales sont initiés assez tardivement, peu avant les étamines épisépales du cycle externe. Sur les coupes, on voit en même temps les initiums des pétales et ceux des étamines épisépales (Fig. 56 d et Pl. XXVII, fig. 3). Les pétales sont initiés à partir des restes de l'anneau initial, alors que les étamines externes le sont à partir des assises externes périphériques du méristème apical superficiel, à l'intérieur des ébauches des sépales.

Lorsque les pétales sont à l'état de primordium, les cinq étamines du cycle interne naissent à leur tour vers l'intérieur toujours à partir du méristème apical superficiel. Jusque-là, la partie centrale de ce méristème reste inutilisée ; ce n'est que lorsque les étamines externes épisépales

---

de l'anneau initial et isole un petit îlot de cellules (i. c) à l'aisselle de la dernière écaille formée. C'est à partir de cet îlot de cellules, ainsi délimité, que naîtra le méristème axillaire de remplacement. (Navachine-Hématoxyline).

c) Stade plus avancé de la phase de transition. A droite, initiation d'une des trois formations foliaires réduites (I. f. r) par divisions périclines sous-épidermiques (d. p). Cette initiation s'effectue assez bas sous le sommet.

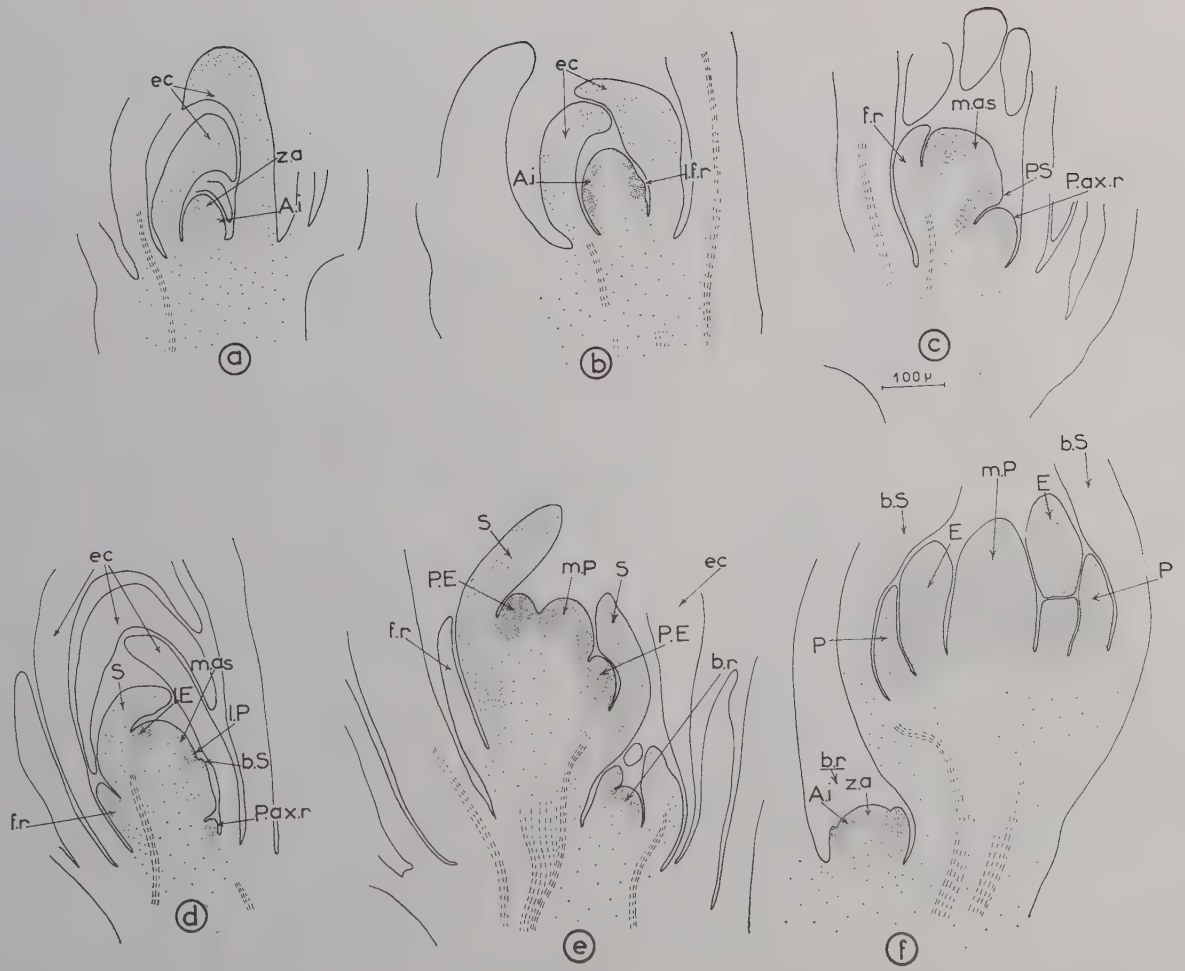

ec
z.a
A.i
a
ec
A.i
f.r
b
f.r
m.as
PS
P.ax.r
c
100 µ
ec
S
m.as
l.E
l.P
b.S
f.r
P.ax.r
d
S
P.E
m.P
S
ec
f.r
P.E
b.r
e
b.S
m.P
E
b.S
E
P
P
b.r
A.i
z.a
f

Fig. 56.

atteignent le stade de primordium que le centre du méristème apical superficiel devient le siège de nombreuses divisions et qu'il commence à se bomber (Fig. 56 e et Pl. XXVIII, fig. 2). Il se transforme en méristème pistillaire qui va donner naissance au primordium du carpelle unique (Fig. 56 f et Fig. 57 a ; Pl. XXVIII, fig. 3).

La fleur, ainsi en possession des ébauches de toutes ses pièces florales, se développe en une fleur à ovaire supère (Fig. 57 b) dont le pédoncule floral ne s'allonge que modérément et tardivement si nous comparons avec le *Lathyrus aphaca* L. Comme la portion végétative des rameaux reproducteurs n'avait produit que des entre-nœuds extrêmement réduits à peine perceptibles au cours de l'édification des écailles, l'ensemble *rameau plus pédoncule* qui porte la fleur, reste court.

En fait, chez le *Sarothamnus,* le pédoncule floral a une longueur intermédiaire entre les longueurs respectives des pédoncules chez le *Lathyrus* et chez le *Spartium.*

Fig. 56. — *Sarothamnus scoparius* Koch. Ontogénie de la fleur.

a) Début de la phase de transition. Après le développement en ébauches des dernières écailles (ec) formées au cours de la phase végétative, le point végétatif du bourgeon axillaire, s'allonge. La zonation de type végétatif persiste encore, mais moins marquée.
A. i : anneau initial ; z. a : zone apicale.

b) Phase de transition. Initiation, à droite, de l'une des trois formations réduites (I. f. r). La zonation de type végétatif tend à disparaître par dédifférenciation de la zone apicale. Cependant l'anneau initial est encore reconnaissable.

c) La phase de transition est terminée : le point végétatif s'est transformé en point floral qui a initié ses sépales avant la disparition complète de l'anneau initial. A présent, la zone apicale s'est dédifférenciée et est devenue homogène, donnant naissance au *méristème apical superficiel* (m. a. s) uniforme. A droite, à l'aisselle de la dernière écaille, un gros *primordium axillaire de remplacement* (P. ax. r) déjà zoné se développe.
f. r : formation foliaire réduite ; P. S : primordium de sépale.

d) Jeune fleur terminale, protégée par les écailles du bourgeon, initiant ses pétales (I. P.), et, à l'aisselle des sépales, les étamines épisépales du cycle externe (I. E). Les sépales sont à l'état d'ébauches (S). En bas à droite, tout jeune primordium axillaire de remplacement.
b. S : bord d'un sépale.

e) Fleur plus âgée montrant les primordiums des étamines du cycle externe (P. E) qui se développent à l'intérieur des sépales latéraux. Au centre le méristème apical superficiel commence à se bomber et se transforme en méristème pistillaire (m. P) qui donnera naissance au carpelle unique. Le bourgeon axillaire de remplacement (b. r) développé à l'aisselle de la dernière écaille a déjà produit ses premières feuilles.

f) Coupe longitudinale d'une fleur encore plus âgée, passant par les deux pétales latéraux (P) et montrant les étamines (E) du cycle interne bien développées, ainsi que le méristème pistillaire qui édifie le carpelle unique. A gauche, à l'aisselle de la dernière écaille, le bourgeon axillaire de remplacement initie ses premières feuilles.

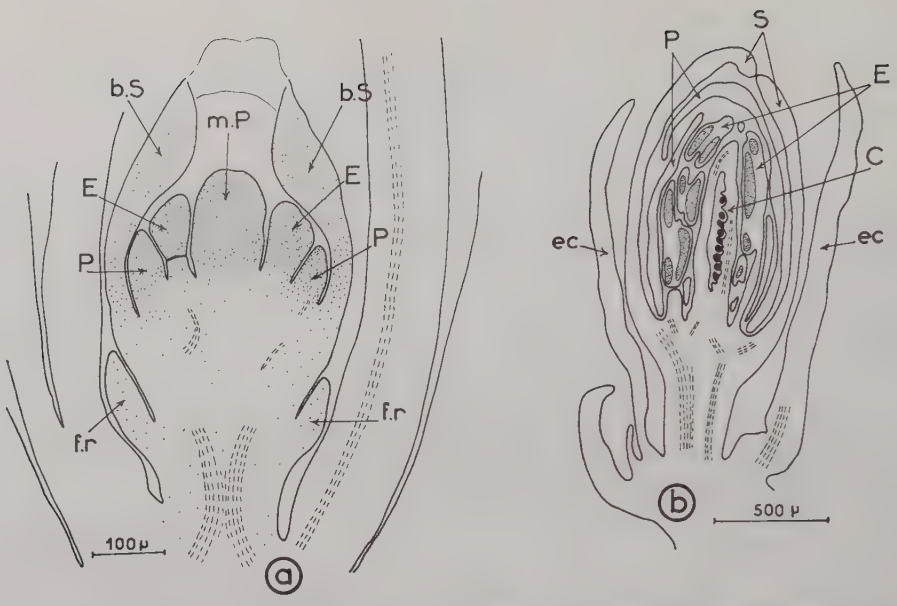


Fig. 57. — a) Coupe longitudinale d'une fleur à peu près au même stade que celle représentée en f sur la figure 56. Ici la coupe passe par deux des trois formations foliaires réduites (f. r), mais n'intéresse pas le bourgeon axillaire de remplacement.
b. S : bord d'un sépale ; E : étamine du cycle interne ; m. P : méristème pistillaire ; P : pétale.
b) Jeune fleur terminale ayant ébauché complètement toutes ses pièces florales : l'ovaire est supère. (La coupe ne passe ni par les formations foliaires réduites, ni par le bourgeon axillaire de remplacement).
C : carpelle unique ; E : étamine ; ec : écaille ; S : sépale.

6 — LA PHASE DE TRANSITION AU COURS DE L'ONTOGENESE DE LA FLEUR

L'ontogenèse du bourgeon axillaire reproducteur, chez le *Sarothamnus scoparius* Koch., nous a donc montré le passage d'un méristème d'abord végétatif à un méristème floral, passage qui, bien que la phase végétative soit extrêmement réduite, est tout à fait semblable à ce qui avait déjà été observé chez des plantes à fleur terminale (5,12 et 15).

Ce qui caractérise ce passage, nous l'avons vu, c'est une *phase de transition* au cours de laquelle le point végétatif s'élargit et s'allonge. C'est ainsi que, si nous comparons entre elles les figures 54 et 55, nous nous apercevons que le point végétatif du bourgeon axillaire, qui passe en moyenne de 32 µ (Fig. 54 a) à 78 µ (Fig. 55 a) en hauteur, passe également de 66 µ (Fig. 54 a) ou 69 µ (Fig. 54 b) à 78 µ (Fig. 55 a) ou 90 µ (Fig. 55 c) en largeur au cours de la *phase de transition*, pour atteindre finalement

une largeur de 140 μ environ sous le sommet peu avant l'initiation des sépales.

Il était évidemment indispensable de rapprocher ces résultats de ceux que nous avons obtenus au cours de l'étude du *Lathyrus* et du *Spartium* :

— Chez le *Lathyrus*, aux premiers stades de l'ontogenèse axillaire tant végétative que florale, les primordiums structurés atteignent en largeur environ 98 μ pour le primordium gemmaire végétatif (Fig. 9 d) et 90 μ pour le primordium floral (Fig. 15 c), les hauteurs étant respectivement de 70 μ et 50 μ. On peut dire qu'à ce moment les deux primordiums sont équivalents, d'autant plus qu'ils montrent tous les deux une zonation semblable de type végétatif. Par contre, peu avant l'initiation des sépales (Fig. 20 b), le méristème floral, toujours zoné, s'est allongé (125 μ de hauteur) et renflé (125 μ de largeur au niveau de l'anneau initial floral) sous le sommet, tout comme le fait à ce même stade l'apex du bourgeon reproducteur du *Sarothamnus*. Ces processus ressemblent étrangement à ceux qui s'opèrent au cours de la phase de transition mise en évidence chez le bourgeon axillaire reproducteur du *Sarothamnus*.

— Chez le *Spartium*, si le primordium axillaire végétatif structuré (Fig. 28 b) atteint 82 μ en largeur et 73 μ en hauteur, le primordium floral au même stade (Fig. 41 a), qui montre une zonation de type végétatif, est plus gonflé : 120 μ en largeur et à peine plus haut : 100 μ en hauteur. Peu avant l'initiation des sépales (Fig. 41 b) le méristème axillaire floral s'est encore bombé et atteint 140 μ en largeur et 150 μ en hauteur. Il semble dans ce cas, que chez le primordium floral, dans les premiers temps de son développement, ce soit l'élargissement qui prenne le pas sur l'élongation, peu avant l'initiation des sépales.

Au cours de ses recherches sur le *Cleome spinosa* Jacq. et le *Capparis spinosa* L. Hadj-Moustapha (40) avait déjà remarqué que les deux types de primordiums gemmaires, végétatifs ou floraux, montraient une zonation identique à celle du point végétatif principal. Cette zonation s'établissait plus précocement dans le primordium floral que dans le primordium végétatif où elle n'apparaissait qu'avec l'initiation des deux premières feuilles. De plus chez le *Capparis* les méristèmes gemmaires floraux sont plus trapus que les méristèmes axillaires végétatifs. Hadj-Moustapha, en arrive à la conclusion que « En fait, il y a une opposition entre ces deux structures (c'est-à-dire entre la structure du point végétatif et la structure de la fleur comme l'avait déjà souligné Grégoire (36)), mais la deuxième provient de la transformation de la première. Dans la fleur axillaire, cette opposition ne se manifeste souvent qu'après la formation des sépales ; dans la fleur terminale, elle se déclare avant que ces sépales soient initiés, mais c'est du méristème phyllogène qu'ils prennent naissance ».

Par contre, R. Phelouzat (67) a trouvé que, chez l'*Agrimonia eupatoria* L., la zonation apparaissait plus tardivement chez le bourgeon axil-

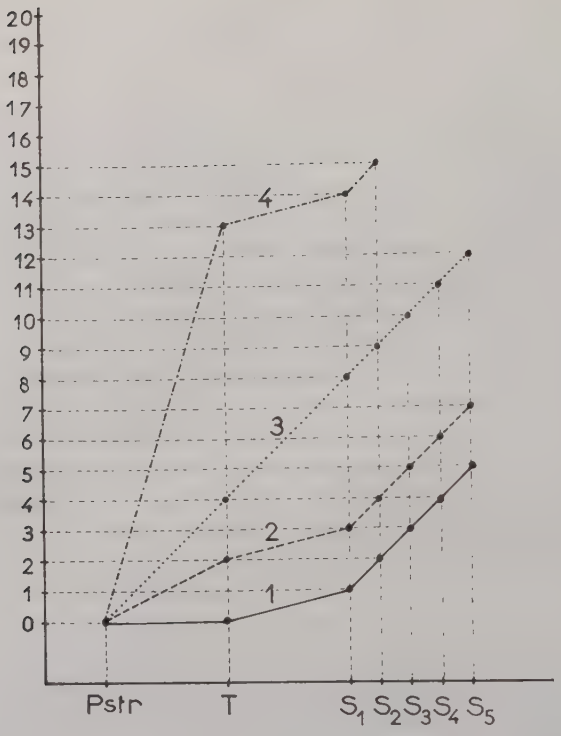


Fig. 58. — Représentation graphique du développement du bourgeon reproducteur terminal ou axillaire chez diverses plantes.

En ordonnées, numéro des productions latérales (feuilles, préfeuilles, formations foliaires réduites et sépales) produites par le méristème, devenu reproducteur, depuis le début de son fonctionnement, et jusqu'à la formation des sépales inclusivement. *En abscisses*, stades bien caractéristiques de l'évolution du méristème reproducteur ; P. str : primordium structuré ; T : début de la phase de transition ; S_1, S_2, S_3, S_4, S_5 : naissance du premier, du deuxième, etc... sépale. Entre P. str et T, les courbes intéressent la phase purement végétative du développement du méristème reproducteur ; entre T et S_1, la phase de transition ; et après S_1, le début de la phase reproductrice au cours de laquelle les sépales sont initiés.

— *La courbe* 1, en trait plein, caractérise le développement des bourgeons floraux axillaires qui ne produisent aucune formation végétative avant la phase de transition (*Lathyrus aphaca* L., *Cleome spinosa* Jacq., *Capparis spinosa* L.).

— *La courbe* 2, en tirets, caractérise le développement des bourgeons reproducteurs axillaires qui produisent deux formations foliaires (préfeuilles ou bractées) avant la phase de transition (*Spartium junceum* L., *Agrimonia eupatoria* L., *Geum urbanum* L.).

— *La courbe* 3, en pointillé, caractérise le développement des bourgeons axillaires reproducteurs qui produisent d'abord quelques feuilles ou écailles avant la phase de transition (*Sarothamnus scoparius* Koch.). Remarquer ici, en plus, la production de trois formations foliaires réduites au cours de la phase de transition.

— *La courbe* 4, en tirets ponctués, caractérise le développement du bour-

laire floral que chez le bourgeon axillaire végétatif. Toutefois avant l'initiation des sépales la zonation de type végétatif est toujours présente. Une autre constatation importante a frappé ce deuxième auteur au cours de son étude de l'ontogenèse du bourgeon axillaire floral : une différence essentielle existe entre un bourgeon axillaire végétatif et un bourgeon axillaire floral : « le dernier traverse *une phase de gonflement avant d'entrer en organogenèse* ». Et l'auteur de comparer ce phénomène à « l'augmentation de volume d'un point végétatif terminal dans sa transformation en bouton floral (Buvat, Bersillon) ». Ce même auteur, chez le *Geum urbanum* L. trouve que certains rameaux (les rameaux d'ordre II) produisant seulement une fleur terminale précédée de deux bractées fertiles sont formés par le développement d'un méristème qui a « l'aspect d'un point végétatif ».

Si nous rapprochons ces résultats des nôtres, il apparaît que la zonation de type végétatif du bourgeon floral semble un fait généralement acquis ; son apparition est plus ou moins tardive suivant les exemples étudiés, mais au moment de l'initiation des sépales elle est toujours présente. Un deuxième fait semble être lui aussi assez général : le bourgeon axillaire reproducteur, qu'il produise une fleur axillaire de feuille (*Lathyrus, Capparis*), une fleur simple ou munie de deux préfeuilles au cours de l'édification d'une grappe terminale (*Spartium, Agrimonia, Cleome*), ou bien un court rameau axillaire végétatif terminé par une fleur terminale (*Sarothamnus, Geum*), montre toujours une phase au cours de laquelle son méristème apical s'allonge et s'élargit, ou plus simplement se gonfle, avant que ne commence l'initiation des sépales.

Le rapprochement de ces deux faits nous amène à émettre une hypothèse : *le bourgeon axillaire reproducteur passerait toujours, au début de son développement, par une phase végétative.* Au cours de cette phase, le point végétatif nouvellement né pourrait fonctionner normalement, édifiant un axe et produisant des feuilles ou écailles avant de traverser une

---

geon terminal d'une tige de *Papaver somniferum* L. qui, avant de produire une fleur terminale solitaire, a formé treize feuilles. (Cette courbe, pourrait également s'appliquer, avec un nombre moindre de feuilles formées pendant la phase végétative, au développement chez le *Papaver* des bourgeons axillaires qui engendrent des rameaux courts terminés chacun par une fleur). Ici, P. str correspond à l'état du point végétatif de la tige avant l'initiation de la première feuille.

Seules les portions des courbes correspondant à la phase purement végétative du développement de chaque méristème reproducteur montrent des différences notables. Par contre, les portions des courbes correspondant à la phase de transition et au début de la phase reproductrice sont comparables. (Noter, toutefois, l'allure plus redressée, au cours de la phase de transition, de la courbe 3 concernant le *Sarothamnus* ; ceci est dû à ce que trois formations foliaires réduites sont encore initiées pendant cette phase).

phase de transition et de devenir *floral* (*Sarothamnus, Geum*) ; ou bien il ne produirait que deux préfeuilles et atteindrait très tôt la *phase de transition* (*Spartium, Agrimonia*) ; ou bien encore, cas extrême, il entrerait en *phase de transition* sans avoir produit d'appendices de nature purement foliaire avant l'initiation des sépales (*Lathyrus, Capparis, Cleome*).

Dans cette perspective et en n'envisageant uniquement que les monopodes florifères, les grappes ou les plantes à fleur terminale isolée, on peut admettre qu'une fleur, qu'elle soit terminale ou axillaire, provient toujours de la transformation d'un méristème d'abord végétatif en méristème reproducteur.

La représentation graphique de ces faits (Fig. 58) met bien en lumière que ce qui différencie principalement entre eux les bourgeons reproducteurs, c'est l'importance de leur phase végétative. Par contre, une fois la *phase de transition* commencée, et jusqu'à la production des sépales inclusivement, le comportement des divers méristèmes reproducteurs devient très semblable. Seul le bourgeon reproducteur du *Sarothamnus* qui produit encore trois formations foliaires réduites au cours de la phase de transition, avant l'initiation du premier sépale, présente une courbe légèrement plus redressée pendant cette phase, mais sans que cela altère l'homogénéité que présentent les diverses courbes à partir du début de la phase de transition. Ceci est peut-être en relation avec le fait que le méristème du bourgeon reproducteur, chez le *Sarothamnus*, s'allonge très fortement au cours de la phase de transition pendant laquelle il passe de 32 μ à 78 μ.

L'importance de la phase végétative traversée par un bourgeon reproducteur lors de son développement semble dépendre, en fait, du temps qui s'écoulera à partir du moment où il atteint l'état de primordium structuré jusqu'à celui où les sépales seront initiés. C'est ainsi que cette phase végétative est très peu marquée chez les monopodes florifères ou les grappes, le bourgeon reproducteur évoluant en fleur très rapidement après son initiation. Par contre, chez le *Sarothamnus*, la phase végétative est plus nette, la transformation en fleur ne s'effectuant le plus souvent qu'après l'hiver, c'est-à-dire au début de l'année suivant celle de l'initiation du bourgeon reproducteur. De même, dans le cas des plantes à fleur terminale isolée, le point végétatif, qui se transformera en méristème floral, aura fonctionné toute une saison, produisant un nombre de feuilles important (treize en moyenne chez le *Papaver somniferum* L., par exemple).

Comme on le voit, ce qui fait l'intérêt du *Sarothamnus* c'est de représenter un cas intermédiaire entre la fleur axillaire simple et la fleur isolée terminale d'une tige. Il serait évidemment très intéressant de pouvoir comparer avec l'ontogenèse de bourgeons reproducteurs axillaires produisant également quelques feuilles avant la fleur terminale, chez d'autres plantes, telles que le *Forsythia*, par exemple.

7 — ONTOGENESE DU BOURGEON AXILLAIRE DE REMPLACEMENT

Nous avons signalé, plus haut, l'apparition d'une *zone en écaille* au contact des cellules d'un secteur de l'anneau initial au début de la phase de transition. Cette zone isole un îlot de cellules à l'aisselle de la dernière écaille formée (Fig. 55 b et Pl. XXVII, fig. 1). En même temps que se prépare la surrection des sépales de la fleur terminale, cet îlot de cellules restées méristématiques se transforme en initium gemmaire ; il y a reprise d'activité des cellules (Fig. 59 a et Pl. XXIX, fig. 1 a et 1 b). A ce moment, la *zone en écaille* est encore reconnaissable. Rapidement cet initium gemmaire va se transformer en primordium alors que les sépales se développent (Fig. 56 d, 59 b ; Pl. XXVII, fig. 2 et 3, et Pl. XXVIII, fig. 1), et la *zone en écaille* disparaît, ses cellules retrouvant une forme normale. Le primordium gemmaire qui s'est ainsi constitué va se développer ensuite en bourgeon axillaire végétatif au fur et à mesure que la fleur initie ses pièces successives (Fig. 56 e et f et Pl. XXVIII, fig. 2 et 3).

En règle générale, seule la dernière écaille formée par le bourgeon reproducteur avant la phase de transition axille un tel *méristème axillaire* que nous qualifierons *de remplacement* ; nous n'en avons jamais trouvé à l'aisselle des autres écailles.

Si le bourgeon axillaire de remplacement s'individualise toujours en tant qu'initium au moment de l'initiation des sépales de la fleur terminale, son devenir, par contre, n'est lié que dans une certaine mesure à celui de cette fleur, suivant que cette dernière a commencé ou non son développement avant le repos hivernal.

C'est ainsi que chez un bourgeon reproducteur prélevé en janvier (Fig. 56 c et Pl. XXVII, fig. 2) et dont la fleur terminale n'en est qu'au stade de la surrection des sépales, mais qui reprend son développement interrompu par l'hiver, on trouve un énorme primordium axillaire de remplacement. Ce dernier a été initié seulement au moment de la reprise d'activité du bourgeon reproducteur et n'a pas subi d'arrêt dans son développement. Par contre, chez un bourgeon reproducteur prélevé en novembre (Fig. 56 d et 59 b ; Pl. XXVII, fig. 3 et Pl. XXVIII, fig. 1), et dont la jeune fleur terminale, protégée par les écailles, possède déjà des sépales bien développés, on ne trouve qu'un primordium axillaire de remplacement réduit. Ce primordium ne poursuit pas son développement, l'arrêt de végétation étant proche, bien que la fleur soit plus développée que dans le cas précédent.

De même, l'observation d'un bourgeon reproducteur prélevé en mars (Fig. 56 e et Pl. XXVIII, fig. 2), et dont la fleur terminale montre les

primordiums d'étamines et au centre le méristème pistillaire commençant seulement à s'individualiser, met en évidence un bourgeon axillaire de remplacement bien développé. Ce dernier a déjà produit plusieurs feuilles ; il a été initié au moment de la reprise d'activité après le repos hivernal en janvier (comme celui qui est représenté Fig. 56 c et Pl. XXVII, fig. 2). En comparaison l'étude d'un bourgeon reproducteur prélevé en

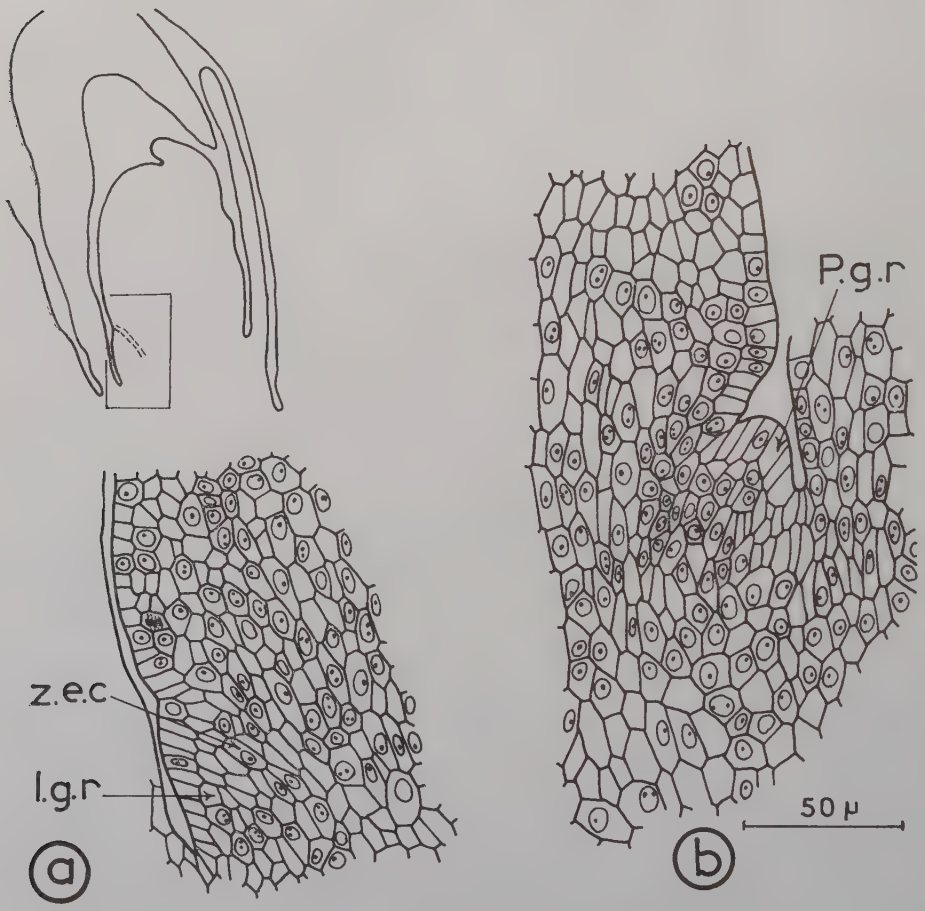


Fig. 59. — Premiers stades du développement du bourgeon axillaire de remplacement :

a) L'initium gemmaire (I. g. r) (la coupe, longitudinale, n'est pas axiale pour la fleur, mais l'est pour l'initium) : une *zone en écaille* (z. ec) a isolé un îlot de cellules à l'aisselle de la dernière écaille formée alors que la fleur terminale préparait la surrection de ses sépales.

b) Tout jeune primordium gemmaire de remplacement (P. g. r) qui se développe à l'aisselle de la dernière écaille formée. Ce primordium n'est pas encore structuré. A ce stade la fleur initie ses pétales ainsi que les étamines du cycle externe (Cf. Fig. 56 d). La *zone en écaille* a disparu.

janvier (Fig. 56 f et Pl. XXVIII, fig. 3), et dont la fleur terminale est déjà cependant à un stade bien plus avancé, montre un bourgeon axillaire de remplacement initiant tout juste ses premières feuilles. Ce bourgeon avait été initié avant le repos hivernal (comme celui représenté fig. 56 d et 59 b ; Pl. XXVII, fig. 3, et Pl. XXVIII, fig. 1) et la fleur terminale avait déjà alors développé ses sépales.

En fait, donc, le bourgeon axillaire de remplacement est bien toujours initié au moment de l'initiation ou au début de la surrection des sépales de la fleur terminale. Si cette initiation a lieu avant le repos hivernal, et même si la fleur terminale poursuit son développement encore un certain temps, ébauchant ses sépales et préparant l'initiation de ses pétales et de ses étamines (Fig. 56 d ; Pl. XXVII, fig. 3 et Pl. XXVIII, fig. 1), le bourgeon de remplacement, lui, arrête très tôt son ontogenèse et ne dépasse pas le stade de primordium indifférencié. A la reprise d'activité, après l'hiver, la fleur terminale reprendra son développement et finira rapidement d'ébaucher toutes ses pièces, alors que le primordium axillaire se structurera et commencera à former ses premières feuilles.

Par contre si l'initiation des sépales de la fleur terminale, ainsi que celle du bourgeon de remplacement, s'effectuent seulement à la reprise d'activité, après le repos hivernal, le développement du méristème axillaire se réalise conjointement avec celui de la fleur. Cette dernière ne prend pas d'avance sur le bourgeon qui, de ce fait, paraît plus développé par rapport à elle que dans le cas précédent.

La présence d'un bourgeon de remplacement à l'aisselle de la dernière écaille du bourgeon reproducteur est constante. La plupart du temps, ce bourgeon est uniquement végétatif, et édifie un rameau feuillé (Pl. II, fig. 3). Parfois, mais beaucoup plus rarement, c'est une nouvelle fleur qui se développe (ou plutôt un nouveau rameau reproducteur réduit) (Pl. II, fig. 5), si bien qu'il y a deux fleurs semblant géminées à certains nœuds. Malheureusement nous n'avons pas trouvé, au cours de nos prélèvements, d'échantillons nous permettant de retracer l'ontogenèse de *tels bourgeons reproducteurs axillaires de remplacement.*

Nous avons également constaté, bien que cela soit très rare, le développement d'un *rameau axillaire de remplacement* à l'aisselle de la dernière écaille d'un bourgeon axillaire purement végétatif et qui se développe lui-même en un rameau (Pl. XXIX, fig. 2 et 3). On pourrait penser à la présence de bourgeons axillaires multiples, si les deux rameaux n'étaient pas entourés à leur base par les restes des écailles d'un seul et même bourgeon. Ici non plus, nous n'avons pu retracer l'ontogenèse de ces rameaux axillaires de remplacement faute d'échantillons.

La présence des *rameaux axillaires de remplacement* chez le *Sarothamnus scoparius* Koch. pourrait nous faire penser au cas de l'*Eschscholtzia*

californica Cham. que Bersillon (6) a décrit comme étant un « système d'anthoclades » supporté par un soubassement végétatif très réduit. Mais, chez cette dernière plante, chaque bourgeon, de quelque ordre qu'il soit, passe d'abord par une phase végétative, avant de se transformer en bouton floral à l'extrémité du rameau qu'il a produit, alors que, chez le *Sarothamnus,* ce n'est le cas que pour les seuls bourgeons reproducteurs.

CONCLUSION

Quelques résultats essentiels se dégagent à la suite des travaux que nous avons effectués sur le *Sarothamnus scoparius* Koch. :

1 — Du point de vue phyllotaxique, nous sommes en présence d'un exemple qui vient confirmer très nettement l'opinion généralement admise selon laquelle le *nombre normal d'hélices foliaires chez les Dicotylédones est de deux.* En effet, si le *Sarothamnus* voit ses feuilles disposées autour de la tige suivant trois hélices, il y a toujours un passage de deux à trois hélices quels que soient la tige ou le rameau considéré. La tige principale issue de germination, ainsi que les rameaux axillaires, commencent toujours leur développement par le fonctionnement, dans leur point végétatif, de deux centres générateurs de feuilles seulement. Au début il n'y a que deux hélices et ceci de façon constante. L'apparition de la troisième hélice est brusque, et l'on peut penser qu'elle est due, soit à la formation d'un nouveau centre générateur de feuilles, soit au dédoublement d'un centre préexistant, aucune preuve ne venant confirmer ou infirmer l'une ou l'autre de ces deux interprétations.

2 — Nous avons retrouvé la présence d'une *zone en écaille de cellules aplaties* lors de l'initiation des méristèmes axillaires, que ceux-ci soient uniquement végétatifs, ou bien reproducteurs. Cette zone qui apparaît au contact de l'anneau initial, à l'aisselle de la feuille n-2, isole, ici aussi, le futur initium gemmaire du secteur de l'anneau initial en restauration situé au-dessus de lui. Ceci vient confirmer ce que l'étude du *Lathyrus* et du *Spartium* nous avait suggéré : la présence d'une *zone en écaille* lors de l'initiation axillaire dépend essentiellement de la proximité du futur initium avec l'anneau initial en restauration.

3 — Les fleurs, qui semblent axillaires, sont, en réalité, terminales de certains rameaux secondaires *réduits* chez lesquels s'opère un passage de l'état végétatif à l'état floral. On retrouve, lors de ce passage, une phase de transition semblable à celle qui apparaît au cours de la formation d'une fleur isolée terminale. On ne peut, dans ce cas, admettre, comme il est écrit parfois (24), que les fleurs du *Sarothamnus* soient réunies en *grappes*

lâches et *feuillées*. On n'a pas affaire, ici, à une inflorescence, malgré les apparences, mais à des fleurs solitaires. En outre, ce qui est le plus intéressant, nous semble-t-il, c'est que le bourgeon reproducteur du *Sarothamnus* représente un cas intermédiaire entre la fleur axillaire simple, telle qu'elle se présente chez le *Lathyrus* et dans les grappes, et la fleur solitaire terminant une tige ou un rameau ayant produit déjà un grand nombre de feuilles. En fait, il apparaît que pour les fleurs axillaires, comme pour les fleurs solitaires terminales, il y aurait toujours transformation d'un méristème d'abord végétatif en méristème reproducteur, par l'intermédiaire d'une *phase de transition*.

4 — Enfin, dernier fait important, nous avons vu que, chez le *Sarothamnus scoparius* Koch., il y a toujours, ou presque, développement d'un *rameau végétatif* que nous avons qualifié de *remplacement* à l'aisselle de la dernière écaille du rameau reproducteur. En règle générale, un seul méristème gemmaire de remplacement apparaît ainsi. En fait, le développement du *rameau de remplacement* fait qu'en définitive, il y a présence d'un rameau secondaire végétatif à chaque nœud du rameau principal, ce qui renforce le buissonnement de l'arbuste. L'apparition d'un tel méristème gemmaire, que l'on ne voit pour ainsi dire jamais chez les bourgeons axillaires purement végétatifs, semble liée aux transformations qui s'opèrent au sein du méristème axillaire lors du passage de l'état végétatif à l'état reproducteur.

CONSIDERATIONS GENERALES ET CONCLUSIONS

L'étude morphologique et ontogénique du *Lathyrus aphaca* L., du *Spartium junceum* L. et du *Sarothamnus scoparius* Koch., dont nous venons d'exposer les principaux résultats, nous a confronté avec différents problèmes ; nous n'envisagerons ici que les trois principaux :

— l'initiation axillaire végétative ou florale et ses rapports avec la présence ou l'absence d'une *zone en écaille* ;

— le développement de bourgeons multiples à l'aisselle d'une même feuille ;

— l'inflorescence en grappe simple ; comparaison avec les *monopodes florifères.*

Un quatrième point important, mis en évidence au cours de ces recherches, ne sera pas repris ici, ayant déjà été discuté dans notre étude consacrée au *Sarothamnus scoparius* Koch. Il s'agit de l'idée selon laquelle un bourgeon axillaire reproducteur passerait toujours, au début de son développement, par une phase végétative plus ou moins importante.

A ce sujet, nous signalerons cependant le cas du *Paris quadrifolia* L. étudié par Levacher (51). Chez cette plante, qui possède un rhizome à développement monopodique (50), les fleurs sont solitaires et terminales des rameaux axillaires nés à l'aisselle des écailles de ce rhizome. La naissance de ces bourgeons axillaires reproducteurs est très précoce, et est accompagnée d'une zone que l'auteur appelle en *coquille,* et qui semble, en fait, constituée par une *zone en écaille* peu développée et un *soubassement gemmaire* très nettement individualisé. Au cours de son développement, le bourgeon axillaire reproducteur produit successivement deux préfeuilles, puis quatre feuilles en un verticille, et enfin les cinq verticilles de la fleur terminale. Malgré la production de feuilles, l'auteur a noté que « à aucun moment, l'apex n'acquiert la zonation caractéristique d'un point végétatif, avec anneau initial et zone apicale plus faiblement méristématique », et il conclut « Il faut donc constater, quelles qu'en puissent être les raisons — intense activité histogène, proximité de la floraison, etc. — que l'organogenèse végétative de ce rameau axillaire à fleur terminale a un caractère inhabituel et original ». Si on rapproche ces résultats de ceux que nous a fournis l'étude du bourgeon reproducteur du *Sarothamnus,* qui initiait encore trois formations foliaires réduites au cours de la phase de transition, et en tenant compte du fait que les quatre feuilles du *Paris*

naissent presque simultanément, ne pourrait-on penser que le bourgeon axillaire reproducteur de ce dernier atteigne d'emblée la *phase de transition* bien que produisant des formations foliaires ?

1 — L'INITIATION AXILLAIRE VEGETATIVE OU FLORALE, ET SES RAPPORTS AVEC LA PRESENCE OU L'ABSENCE D'UNE ZONE EN ECAILLE

De nombreux travaux ont été publiés qui traitent du mode de formation et de l'origine des méristèmes axillaires.

Quant à leur origine, deux opinions ont prévalu jusque vers 1950. Certains auteurs, ayant étudié des plantes chez lesquelles les méristèmes axillaires naissent rapidement après l'initiation de la feuille axillante, admettaient que ceux-ci étaient constitués par un groupe de cellules détachées du méristème apical, et ayant gardé tous leurs caractères méristématiques. Ces cellules formaient le *detached meristem* de Wardlaw (104). C'est Flot (27), un des premiers, qui au cours de l'étude du *Lonicera caprifolium,* émit cette idée « ...que l'ensemble des cellules situées entre l'aisselle de la feuille et les initiales forme une réserve de tissu initial... ». Il fut rejoint dans ses vues par de nombreux auteurs, en particulier par Louis (52), Reeve (82), Miller et Wetmore (60), Philipson (69), Garrisson (29, 30), Gifford (32), Kundu et Rao (42). Par contre, pour des plantes chez lesquelles le méristème axillaire s'édifie tardivement, l'initiation se ferait à partir de cellules entièrement différenciées. Koch (41) suggéra cette idée à la suite de ses observations sur le *Syringa* : pour lui, le bourgeon axillaire se formait à partir de cellules parenchymateuses ayant perdu tout caractère embryonnaire. C'est également l'opinion d'autres chercheurs tels que Majumdar (54), Sharman (88), Majumdar et Datta (56).

Reportons-nous à l'initiation gemmaire, tant végétative que florale, que nous avons décrite chez nos trois plantes, et comparons avec les opinions rapportées ci-dessus. Nous avons l'avantage de trouver, chez le *Lathyrus aphaca* L. et le *Spartium junceum* L., aussi bien des initiations gemmaires tardives — initiation du bourgeon axillaire végétatif (*Lathyrus*), et initiation du premier bourgeon B_1 (tige principale du *Spartium*) — que des initiations gemmaires précoces — initiations de la fleur (*Lathyrus* et *Spartium*), ainsi que du premier bourgeon B_1 chez le rameau axillaire à feuilles opposées-décussées du *Spartium* —. Chez le *Sarothamnus scoparius* Koch., par contre, nous n'avons trouvé qu'un seul mode d'initiation gemmaire, une initiation précoce pour le bourgeon axillaire, tant végétatif que reproducteur. Dans tous les cas cependant, que le méristème axillaire naisse loin du méristème apical, ou qu'au contraire, il ne soit séparé de l'anneau initial en restauration que par une *zone en écaille,* nous avons signalé

qu'une dédifférenciation des cellules du futur initium préludait à l'initiation proprement dite. Cette dédifférenciation est plus importante lorsque l'initiation est plus tardive, mais reste cependant appréciable lorsque cette dernière est précoce.

Ces résultats semblent incompatibles avec l'une ou l'autre seulement des deux opinions exposées plus haut. Par contre, ils sont en accord avec les idées émises par Buvat (15), qui observe que le bourgeon axillaire du *Cheiranthus cheiri* L. est initié par dédifférenciation à partir de cellules différenciées situées à l'aisselle de la feuille axillante : une dédifférenciation précède toute initiation axillaire. Plus récemment, d'autres auteurs sont venus appuyer ces idées : M. Champagnat (19), Camefort (17), Lance (43), Hadj-Moustapha (40), Taillandier (89), Phelouzat (67), Michaux (59).

On peut donc dire que les mêmes processus de *dédifférenciation* précèdent toute initiation axillaire, que celle-ci soit précoce ou tardive, seule l'ampleur du phénomène différant. Comme l'a écrit M. Champagnat (19) : « Si le bourgeon s'ébauche dans une zone suffisamment méristématique, c'est-à-dire s'il apparaît à l'aisselle d'une feuille assez jeune, les processus de « dédifférenciation » cellulaire passeront entièrement inaperçus. Seules les mitoses frapperont l'observateur », mais il n'en reste pas moins que la dédifférenciation aura lieu. Même lorsque l'initiation d'un méristème gemmaire s'effectue très près du méristème apical aux dépens de cellules qui n'en sont séparées que par une *zone en écaille,* on ne peut admettre que ces cellules soient purement et simplement détachées du méristème apical, ni qu'elles aient gardé tous leurs caractères méristématiques. En fait, si elles proviennent bien, comme la *zone en écaille* d'ailleurs, des cellules de la base de l'anneau initial en restauration après l'initiation de l'initium foliaire, elles ont perdu en partie leurs caractères méristématiques après différenciation, tout comme les cellules situées à l'aisselle des feuilles dont les bourgeons axillaires s'initient tardivement.

Un autre point, ayant retenu l'attention des chercheurs, était de savoir à partir des recloisonnements de quelles cellules, naissaient les méristèmes gemmaires : leur origine est-elle superficielle, comme celle de la feuille, ou bien au contraire proviennent-ils du recloisonnement de cellules appartenant à des assises plus internes que celles à partir desquelles s'initie la feuille ?

Il semble que divers processus soient possibles suivant les plantes, depuis l'origine sous-épidermique vue chez le *Chaenorrhinum minus* (L.) Lange — M. Champagnat (20) —, jusqu'à l'origine profonde signalée par différents auteurs — tels que Zimmerman (106), Sharman (88), Garrisson (29) et plus récemment Phelouzat (67) —, en passant par l'origine mixte décrite par Lance (43) chez *Leucanthemum parthenium* où « les bourgeons se construisent grâce à des cloisonnements périclines à la fois situés dans

les tissus corticaux (deuxième assise tunicale) et plus profonds ». Pour ce qui est de nos plantes, nous avons vu que le méristème gemmaire, tant végétatif que floral, commence son initiation toujours par des *divisions périclines profondes,* à la différence des feuilles ou bractées dont l'initiation est marquée, d'abord, par des divisions périclines sous-épidermiques. Ces divisions périclines profondes marquent le début de l'installation du méristème médullaire du futur bourgeon.

Comme nous l'avons signalé, chez les trois Papilionacées étudiées, l'initiation d'un méristème gemmaire végétatif est tout à fait comparable à celle d'un méristème floral, seule est plus grande la précocité d'initiation de ce dernier par rapport à la feuille ou à la bractée axillante. Nous rejoignons là certains auteurs tels que M. Champagnat (20), Hadj-Moustapha (40), Reeve (82), Philipson (69), Vaughan (92). En fait, mise à part son initiation plus précoce, un bourgeon floral croît bien plus vite qu'un bourgeon végétatif, mais il n'en reste pas moins que leur mode d'initiation est semblable.

Certains auteurs, au cours de l'étude de la naissance des bourgeons axillaires, indiquèrent la présence d'une nappe de cellules aplaties délimitant, au début de sa différenciation, du côté du méristème apical, le méristème axillaire. Cette nappe de cellules peut entourer complètement le méristème du bourgeon axillaire, et l'on a affaire alors à la *schalenartigen Zellen Zone* de Schmidt (87). Ce dernier a d'ailleurs indiqué que cette *Zellen Zone* était plus ou moins développée, et parfois même absente, suivant les plantes étudiées. Pour Schmidt, cette *zone de cellules* participerait peut-être à la formation du premier entre-nœud. D'autres chercheurs ont également signalé la présence de *zones en coquille* plus ou moins complètes, sous le nom de *shell zone* ; c'est en particulier le cas de Reeve (82) et de Gifford (32). Pour Reeve, la *shell zone* naît à la base du futur initium gemmaire, forme le soubassement gemmaire et participe à la naissance du méristème médullaire du futur bourgeon. Gifford (32), par contre, appelle *shell zone* une *zone en coquille* incomplète. Bien d'autres auteurs, depuis, ont décrit la présence de *shell zone* — Lance (43), Camefort (17), Hadj-Moustapha (40), M. Champagnat (20), Panaitescu (64) —, de *zones en coquille* — Phelouzat (67), Diomaiuto (25) —, de *zones en corbeille* — Codaccioni (23) —, ou de *zones en écaille* — Taillandier (89), Vakili nejad (91) —, lors de l'initiation des bourgeons axillaires végétatifs ou floraux, sans toutefois que ces termes recouvrent une réalité identique. C'est ainsi que pour Lance (43), tout comme pour Camefort (17), la *shell zone* doit être entendue suivant le sens que lui donnait Reeve, et est considérée comme un soubassement gemmaire. Dans ces cas, il n'y a pas de nappes de cellules aplaties délimitant le futur initium d'avec les cellules du méristème apical. Il faut remarquer toutefois que, pour le *Leu-*

canthemum étudié par LANCE, l'apparition de l'initium gemmaire ne s'effectue qu'à l'aisselle de la feuille n-4 ou n-5 en moyenne, donc assez loin du méristème apical. Par contre, la plupart des auteurs qui signalent la présence d'une nappe de cellules naissant entre le futur initium gemmaire et le méristème apical constatent que l'initiation gemmaire est très précoce : elle débute à l'aisselle de la feuille n chez le *Castanea* (CODACCIONI), de la feuille n-1 ou n-2 chez l'*Ulmus* (TAILLANDIER), le *Fraxinus* (PANAITESCU), l'*Agrimonia* (PHELOUZAT), etc... Il en est de même pour l'initiation du bourgeon axillaire floral, à l'aisselle de sa feuille ou de sa bractée, qui s'opère très précocement (PHELOUZAT, CHABOT-JACQUETY (18)), et qui montre la présence d'une *zone en coquille.*

Si nous confrontons toutes ces observations avec celles que nous avons pu faire chez nos plantes, nous voyons que *la présence d'une nappe de cellules aplaties, que nous appellerons zone en écaille, ne se remarque que lorsque l'initiation axillaire suit de très près celle de la feuille ou de la bractée axillante,* alors que lorsqu'un certain temps sépare ces deux initiations, il n'y a pas présence d'une telle zone. C'est ainsi qu'elle est absente lors de l'initiation du bourgeon axillaire végétatif chez le *Lathyrus aphaca* L. qui s'effectue à l'aisselle de la feuille n-4, et chez la tige du *Spartium junceum* L. où elle commence à l'aisselle de la feuille n-3. Mais, par contre, la *zone en écaille* apparaît pour l'initiation de la fleur, aussi bien chez le *Lathyrus* (à l'aisselle de la feuille n) que chez le *Spartium* (à l'aisselle de la bractée b-1). Elle apparaît également lors de l'initiation du bourgeon axillaire végétatif chez le rameau axillaire du *Spartium* (à l'aisselle des feuilles du verticille Vn-1), ou des bourgeons axillaires végétatifs ou reproducteurs chez le *Sarothamnus scoparius* Koch. (à l'aisselle de la feuille n-2).

Cette zone naît au contact de la base de l'anneau initial en cours de restauration. Après la surrection du primordium foliaire ou bractéal, il y a régénération de l'anneau initial dirigée dans un sens acropète. Puis, à partir des cellules régénérées de la base de cet anneau initial en cours de restauration, se forme la *zone en écaille* dont la forme et la disposition de ses cellules fait penser à un méristème intercalaire. De même, les *zones en écaille* qui apparaissent lors de l'initiation précoce des bourgeons surnuméraires chez le *Spartium* (comme chez le *Fraxinus* (64), et dans certains cas chez le *Convolvulus* (91)), naissent à la base de l'anneau initial en régénération du méristème apical du bourgeon précédent. Par contre, chez le *Chaenorrhinum* (20), le bourgeon secondaire qui se forme très tardivement à la base du pédoncule floral est initié sans présence de *zone en écaille.*

Certains ont pensé donner à la *zone en écaille* la signification d'une barrière physiologique s'opposant au passage de l'induction morphogène en provenance de l'apex. Vu l'état méristématique des cellules de cette zone,

il ne nous paraît pas concevable qu'elles puissent empêcher les échanges entre cellules. Il nous semble plutôt que c'est parce que les segments foliaires ou bractéaux des jeunes ébauches qui entourent le point végétatif, et qui forment les jeunes entre-nœuds, ne s'allongent que très lentement que s'individualise la *zone en écaille*. En effet, dans ces conditions, entre deux feuilles ou bractées se trouvant initiées sur une même génératrice, l'espace vertical est très faible, et l'initiation d'un méristème axillaire créerait, peut-être, des compressions locales pouvant expliquer l'aplatissement des cellules. Mais nous croyons surtout que l'activité anticline, qui produit cette zone, met en place un lot de cellules qui, en s'élargissant, contribueront à l'allongement de l'entre-nœud, ce qui rendra possible la naissance de l'initium axillaire, ou tout au moins sa transformation en primordium. En effet, la *zone en écaille* s'estompe au fur et à mesure que l'entre-nœud se différencie et que le primordium axillaire se développe, ses cellules acquérant une forme normale.

Il nous faut signaler que c'est à dessein que nous avons utilisé le terme de *zone en écaille* et non celui de *shell zone* employé par les auteurs anglo-saxons. Ce dernier terme, recouvrant plusieurs réalités différentes, n'est, en effet, pas assez précis. Chez les trois Papilionacées étudiées, vu sa localisation exclusive sur le flanc de l'initium axillaire au contact de l'anneau initial, la *zone en écaille* ne peut être assimilée à la *shell zone* de Reeve, ni au *soubassement gemmaire* décrit par Camefort chez le *Pinus silvestris*. Elle ne peut, non plus, correspondre à la *schalenartigen Zellen Zone* de Schmidt, car dans les cas où un initium gemmaire est plus ou moins complètement entouré par une nappe de cellules aplaties, il semble peu probable que les différents territoires de la *Zellen Zone* ainsi différenciée aient la même signification. La *schalenartigen Zellen Zone*, décrite par Schmidt, doit vraisemblablement représenter l'association de la *zone en écaille*, telle que nous l'avons observée, qui participerait à l'allongement de l'entre-nœud, et de la *shell zone* de Reeve jouant le rôle de soubassement gemmaire. Ces deux formations ne sont d'ailleurs pas toujours liées, car si la *shell zone* de Reeve apparaît constamment en tant que soubassement gemmaire, la *zone en écaille*, elle, n'existe que dans certains cas précis, comme nous venons de le voir.

2 — LE DEVELOPPEMENT DE BOURGEONS MULTIPLES A L'AISSELLE D'UNE MEME FEUILLE

De même que le mode de formation et l'origine des bourgeons axillaires végétatifs ou floraux, la présence de bourgeons multiples à l'aisselle d'une même feuille a suscité de nombreuses recherches, mais qui, pour la plupart, sont assez anciennes, et de ce fait principalement descriptives.

Parmi les premiers, Roeper (83) et Meyer (58) signalèrent la présence de plusieurs bourgeons à l'aisselle d'une même feuille, et Meyer définit les deux dispositions fondamentales, certains bourgeons multiples étant *collatéraux* et d'autres *superposés*. Bourgeois et Damaskinos (10) firent un inventaire assez complet des Dicotylédones présentant de tels bourgeons, et admirent leur généralité, alors que Viaud Grand-Marais (103) contestait la présence normale de ces bourgeons, et les considérait comme une anomalie.

Deux hypothèses se sont fait jour parmi les auteurs. Pour les uns, les bourgeons accessoires, nés à la suite du bourgeon axillaire proprement dit, sont des *ramifications basilaires précoces* d'un bourgeon axillaire unique (A. et L. Bravais (11), Wydler (105), Clos (22), Schleiden (86), Areschoug (1), Asa-Gray (2), Russel (84)), alors que, pour les autres, les bourgeons accessoires sont indépendants (Franck (28), Goebel (34), Velenovsky (93)).

Plus récemment de nouvelles recherches furent entreprises. M. Champagnat (19, 20) a étudié la formation des bourgeons axillaires surnuméraires chez le *Chaenorrhinum minus* L., et a montré que ces bourgeons s'individualisent tardivement à la base du pédoncule floral, par dédifférenciation à partir d'un « petit groupe bien défini de cellules constituant un résidu de l'ancien méristème homogène du primordium floral, et qui ne s'étaient jamais différenciées complètement ».

Garrisson (31) observe deux bourgeons superposés chez le *Juglans cinerea*, et son étude l'amène à conclure que ces deux types de bourgeons naissent à partir d'une même région méristématique.

Majumdar et Arshad (55) étudient des bourgeons multiples chez deux *Phyllanthus* du point de vue de la vascularisation.

Panaitescu (64), chez le *Fraxinus*, montre que « l'isolement de chaque bourgeon se fait par une *shell zone* qui découpe, dans un anneau initial encore à peine formé, une masse méristématique qui est l'ébauche du bourgeon suivant », et il conclut : « nous assistons à une véritable *multiplication végétative* du méristème de B_1 (le véritable bourgeon axillaire) ».

Vakili Nejad (91) a également décrit l'ontogenèse de bourgeons axillaires multiples, aussi bien végétatifs que floraux, chez le *Convolvulus sepium* L. Les bourgeons surnuméraires naissent à la base du bourgeon précédent, à partir d'un petit massif de cellules méristématiques. Bien que cela ne semble pas constant, l'auteur signale que, parfois, une *zone en écaille* apparaît, isolant les cellules du futur initium surnuméraire de la base de l'anneau initial du bourgeon précédent, comme chez le *Fraxinus*.

Enfin, plus récemment encore, Michaux (59), au cours de son étude du *Jussieua grandiflora* Michx., s'est trouvée en présence de bourgeons végé-

tatifs surnuméraires se développant aussi bien à la base d'un bourgeon axillaire végétatif qu'à la base du pédoncule d'une jeune fleur axillaire. Ici, le cas est un peu différent, car ce n'est pas entre la feuille et le premier bourgeon que naissent le ou les bourgeons surnuméraires, mais entre le premier bourgeon et l'axe. Cependant, comme chez le *Chaenorrhinum*, l'initiation de ces bourgeons surnuméraires s'effectue tardivement par dédifférenciation des cellules situées à la base du jeune bourgeon axillaire ou du pédoncule de la jeune fleur.

Il semble donc, à la suite de ces travaux récents, que les bourgeons axillaires multiples peuvent être classés en deux catégories que seules les études ontogéniques permettent de distinguer. Dans une première catégorie, nous trouvons les bourgeons surnuméraires qui naissent très tôt, et à partir de cellules situées à la base de l'anneau initial du bourgeon précédent, le plus souvent avant que celui-ci ait fonctionné. C'est le cas, en particulier, chez le *Juglans cinerea*, le *Fraxinus*, le *Convolvulus sepium* L., et chez le *Spartium* que nous avons étudié. Quel que soit le mode de formation du bourgeon axillaire proprement dit (B_1), qu'il soit initié précocement (*Fraxinus*, rameaux axillaires du *Spartium*), ou plus tardivement (*Juglans*, *Convolvulus*, tiges principales du *Spartium*), les bourgeons surnuméraires, eux, sont toujours initiés très précocement à partir du méristème axillaire précédent. On ne peut évidemment pas assimiler, dans ce cas, les bourgeons surnuméraires à des bourgeons indépendants les uns des autres ; en fait, chacun des bourgeons successifs dérive de cellules isolées du méristème apical du bourgeon précédent. En définitive, on peut dire que le méristème gemmaire qui a produit le bourgeon axillaire normal est à l'origine des bourgeons sériés. D'autre part, nous retrouvons ici la présence d'une *zone en écaille* lors de l'initiation de chacun des bourgeons surnuméraires. Bien que ceux-ci n'aient pas de feuille axillante qui leur soit propre, il est nécessaire que soit mis en place un ensemble de cellules qui, en s'élargissant, éloigneront la base du méristème axillaire précédent de la feuille axillante unique, rendant possible ainsi la mise en place d'un initium gemmaire supplémentaire. Si on se réfère à ce que nous avons remarqué précédemment, une telle zone se différencie donc chaque fois qu'un initium gemmaire apparaît précocement en un lieu où son développement créerait des compressions locales (entre-nœuds très réduits au voisinage de l'apex, ou bien présence préalable d'un autre méristème gemmaire à l'aisselle d'une feuille). Ceci nous confirme dans l'idée que la naissance de la *zone en écaille* dépend à la fois des processus physiologiques qui amènent la plante à produire des méristèmes gemmaires précoces, et des compressions locales dues à la naissance de ces méristèmes.

La deuxième catégorie de bourgeons multiples nous montre le premier bourgeon surnuméraire naître tardivement, à la base de la jeune tige en cours d'élongation provenant du développement du méristème axillaire

précédent (*Jussieua*), ou à la base du pédoncule floral de la jeune fleur axillaire (*Jussieua, Chaenorrhinum*). S'il y a plus d'un bourgeon supplémentaire, chacun des bourgeons naît de la même façon, tardivement à la base du bourgeon précédent qui se développe (*Jussieua*). Ces initiations s'effectuent par dédifférenciation d'un petit îlot de cellules déjà différenciées. M. Champagnat signale qu'« une grande partie du bourgeon dérive, en dernier ressort, de cellules cytologiquement vieilles, qui se sont progressivement rajeunies ».

En réalité, ce qu'il importe de remarquer c'est que, pour ces deux plantes, chacun des auteurs souligne que l'initiation des bourgeons surnuméraires est plus superficielle que celle des bourgeons axillaires normaux. Elle s'effectue à partir de cloisonnements périclines sous-épidermiques chez le *Chaenorrhinum*, et à partir de cloisonnements périclines dans les assises de rang 2 et 3 seulement chez le *Jussieua*. Comme le dit M. Champagnat, à propos du mode d'initiation de ces bourgeons : « L'initiation des bourgeons axillaires surnuméraires chez *Chaenorrhinum* est intermédiaire entre le mode classique sans « dédifférenciation » et le cas extrême des *bourgeons adventifs*, qui procèdent du rajeunissement de cellules adultes ». En effet, c'est bien à des bourgeons adventifs naissant superficiellement à partir de tissus différenciés, et sans trace de feuille axillante, que font penser les bourgeons surnuméraires du *Chaenorrhinum* et du *Jussieua*. D'autant plus que si, chez les plantes de la première catégorie, l'emplacement des bourgeons surnuméraires est fixe et immuable (ils naissent toujours successivement, à la base du méristème précédent, entre ce dernier et la feuille axillante unique : on peut vraiment parler, alors, de bourgeons sériés), chez les plantes de cette deuxième catégorie, les bourgeons surnuméraires peuvent être initiés, aussi bien entre le bourgeon précédent et la feuille axillante, qu'entre le bourgeon précédent et la tige. Nous sommes loin, alors, de la régularité d'initiation des véritables bourgeons sériés.

Dans l'état actuel de nos connaissances, les bourgeons surnuméraires peuvent donc être répartis en deux catégories, quant à leur origine. Cette répartition, seule l'étude de leur ontogenèse peut la permettre, alors que la simple observation de bourgeons multiples développés ne laisse pas entrevoir de différences possibles d'initiation. Dans une première catégorie, à laquelle appartient le *Spartium*, nous trouvons les bourgeons surnuméraires qui dérivent, nous l'avons vu, en définitive, du méristème gemmaire qui a donné naissance au bourgeon axillaire normal. Tout se passe comme s'il y avait une « *multiplication végétative* » (64) de ce méristème axillaire ; dans ce cas, les bourgeons surnuméraires ne sont pas indépendants. Par contre, les bourgeons surnuméraires de la deuxième catégorie sont des *néoformations*, qui s'initient superficiellement à partir de cellules déjà différenciées, comme les bourgeons adventifs.

Une étude d'ensemble des plantes présentant des bourgeons multiples, réalisée du point de vue de l'ontogenèse de ces bourgeons, semble indispensable, et mériterait certainement d'être entreprise.

Nous n'insisterons pas, ici, sur la différence totale d'origine qui existe entre les *bourgeons surnuméraires* et le *bourgeon axillaire de remplacement*, tel que nous l'avons observé chez le *Sarothamnus*, même si l'examen rapide des rameaux ne fait pas apparaître immédiatement cette différence (comparer les fig. 4 et 5, Pl. XII et les fig. 2 et 3, Pl. XXIX).

3 — L'INFLORESCENCE EN GRAPPE SIMPLE ; COMPARAISON AVEC LES « MONOPODES FLORIFERES »

L'étude de l'organisation des méristèmes apicaux devenant reproducteurs, ainsi que de leur fonctionnement lors de l'édification d'une inflorescence terminale, a fait l'objet de recherches nombreuses au cours des vingt dernières années, tant en France qu'à l'étranger. L'attention de tous les chercheurs s'est spécialement portée sur l'observation du méristème apical lors du passage de la phase végétative à la phase reproductrice. Les résultats obtenus, quel que soit le type d'inflorescence observé, peuvent se répartir entre deux interprétations principales.

Pour certains, le type d'organisation que montrait l'apex des plantes qu'ils étudiaient au cours de la phase végétative, avec présence d'un anneau initial et fonctionnement plastochronique, disparaît. Les cellules actives sont, alors, celles du méristème d'attente, à partir duquel va se construire le méristème inflorescentiel. Ce sont les cellules de ce méristème d'attente qui, en se divisant, vont alimenter les flancs de l'apex. L'organogenèse est toujours latérale, mais on ne retrouve plus d'anneau initial. Il n'y a plus restauration localisée uniquement dans le flanc de l'apex situé juste au-dessus de l'initium floral différencié à l'aisselle de la dernière bractée. Le méristème apical se régénère par des divisions uniformément réparties. La transformation du point végétatif en point inflorescentiel s'opère, alors, au cours de la *phase préflorale* que Lance (43) a définie ainsi : « ...durant la phase préflorale, le fonctionnement plastochronique cesse peu à peu, et, tandis que l'anneau initial s'épuise, lentement l'apex accumule un matériel cellulaire très important grâce aux divisions répétées de l'ancien méristème d'attente ». Des observations venant corroborer cette façon de voir ont été apportées, entre autres, par : Lawalree (49), Philipson (68 à 74), Rauh et Reznik (80, 81), Buvat (13 à 16), Lance (43), Favard (26), Lance et Rondet (46 à 48), Poux (79), Magin (53), Lance-Nougarède (44), Tucker (90), Gifford et Tepper (33), Saint-Côme (85), Nougarède et Bronchart (63).

En opposition avec ces résultats, d'autres auteurs (et parfois les mêmes)

ont observé, chez d'autres plantes, que l'apex, lorsqu'il passe de l'état végétatif à l'état reproducteur, gardait son fonctionnement plastochronique de type végétatif, les bractées de l'inflorescence étant initiées, comme les feuilles précédemment, par l'anneau initial qui a persisté. Après l'initiation de chaque bractée, il y a restauration de l'anneau initial par mitoses anticlines à partir des cellules qui n'ont pas participé à l'initiation. Dans ce cas, on ne décèle pas la phase préflorale de Lance, et l'organisation de l'inflorescence *continue* celle du rameau feuillé, avec parfois une augmentation du nombre des centres générateurs, conduisant à une augmentation du nombre des hélices dans l'inflorescence. De telles conclusions ont été émises en particulier par Boke (8), Vaughan (92), Bersillon (7), Hadj-Moustapha (38-40), Phelouzat (67), Lance-Nougarède (45), Bernier (3), Bonnand (9), Vescovi (97, 100, 101), Codaccioni (23). Dans certains cas, des auteurs se sont trouvés en présence de plantes pour lesquelles, bien qu'ils concluent, avec réserve parfois, à la continuation du fonctionnement de type végétatif, les faits sont plus difficiles à établir. C'est le cas, par exemple, pour Chabot-Jacquety (18) avec le *Rumex obtusifolius*, et Codaccioni (23) avec les inflorescences mâles du *Castanea*.

A la lumière de ce rapide aperçu bibliographique, il est évident que le *Spartium junceum* L. rejoint les plantes étudiées par ce deuxième groupe d'auteurs. En effet, comme nous l'avons constaté, l'organogenèse de la grappe terminale continue, chez cette plante, celle de l'axe feuillé, et le fonctionnement du méristème apical reste identique lors du passage de l'état végétatif à l'état reproducteur et tout au long de la phase inflorescentielle. Seules, l'initiation plus précoce des méristèmes floraux, ainsi que leur organisation plus rapide, caractérisent la phase reproductrice. Si une *phase de transition* a pu être décelée lors du passage à la phase reproductrice, nous avons vu qu'il n'était pas possible de l'assimiler à la *phase préflorale* de Lance.

Il est important de constater, ici, que toutes les plantes chez lesquelles on a vu l'anneau initial continuer ainsi de fonctionner pendant la phase inflorescentielle possèdent des inflorescences en grappes (grappes de fleurs, ou grappes de cymes), avec ou sans fleur terminale. Au contraire, parmi les plantes dont le méristème d'attente s'active, lors du passage à la phase inflorescentielle, s'il s'en trouve dont les inflorescences sont également des grappes, beaucoup ont leurs fleurs groupées en capitules (Lance) ou en ombelles (Magin).

Si l'étude de l'ontogenèse des inflorescences terminales montre de telles différences dans l'organisation et le fonctionnement du méristème apical, par contre il semble que, chez les plantes à fleurs axillaires, les *monopodes florifères* de Maresquelle (57), les observations soient plus concordantes. C'est ainsi que nous avons vu que, pour le *Lathyrus aphaca* L., le fonctionnement du point végétatif restait foncièrement identique à lui-même,

lorsque la plante passe de l'état végétatif à l'état reproducteur. Il en est de même chez le *Michelia fuscata,* étudié par Tucker (90), et le *Capparis spinosa* L., étudié par Hadj-Moustapha (40). D'autre part, chez la *Capucine* (Nougarède (61)) et le *Jussieua grandiflora* Michx. (Michaux (59)), l'apex terminal, lors de la phase reproductrice, montrerait des caractères structuraux et fonctionnels, à la fois de méristème végétatif et d'apex reproducteur : il y a bien fonctionnement plastochronique et formation de soubassements foliaires, mais la régénération n'est plus strictement limitée aux flancs de l'apex.

Dans le cas des plantes à fleurs axillaires, même lorsque ces dernières apparaissent à l'aisselle de toutes les feuilles de la portion apicale des rameaux, il n'est pas question d'inflorescence. Or, nous l'avons dit, il n'y a pas de différences fondamentales entre le fonctionnement des méristèmes apicaux du *Spartium junceum* L. et du *Lathyrus aphaca* L. tout au long des phases végétative et reproductrice. Dans les deux cas, ce qui différencie l'organogenèse de la pousse feuillée de celle de la pousse reproductrice, c'est une simple différence de rythme dans l'initiation des méristèmes axillaires, et non pas une réelle modification du fonctionnement du méristème apical. Cependant, nous venons de voir que l'ontogenèse des inflorescences, telles qu'elles sont morphologiquement définies, peut se réaliser suivant deux processus différents selon les plantes (cf. Plantefol (78)). Ne peut-on penser, alors, que toutes les inflorescences n'ont pas exactement la même valeur ? Il est bien évident que la constitution d'un capitule, par exemple, qui exige une grande accumulation de matériel cellulaire, doit nécessiter un remaniement beaucoup plus important, au sein des territoires de l'apex, que l'édification d'un monopode florifère ou d'une grappe. En fait, les grappes ne diffèrent des monopodes florifères que par la diminution de taille des organes axillants (bractées au lieu de feuilles), et par la réduction des entre-nœuds.

Sans vouloir nous avancer dans une voie trop hypothétique, nous pensons qu'*il n'y a pas de différences essentielles entre le monopode florifère et la grappe simple à fonctionnement plastochronique, qu'elle soit définie ou indéfinie.* Nous retrouvons là les vues de Maresquelle (57), qui rapproche le monopode florifère de la grappe simple indéfinie, concluant : « Sous la forme du monopode florifère, elle (la grappe) représente une bonne solution pour la vie herbacée : floraison rapide le long de l'axe principal, n'excluant pas un grand allongement ultérieur de cet axe ».

D'autre part, du point de vue ontogénique, la grappe terminale à fonctionnement plastochronique (donc à développement progressif, et qui initie ses bractées successivement) serait intermédiaire entre, d'une part, le monopode, qui reste en réalité végétatif, et, d'autre part, les inflorescences dont les méristèmes apicaux ont transformé leur fonctionnement en devenant inflorescentiels, de façon à permettre des initiations rapides, presque simultanées.

D'ailleurs, d'autres inflorescences en grappe, qui montrent une disparition de la zonation de type végétatif, mais qui gardent un fonctionnement plastochronique de l'anneau initial — *Reseda* (Bersillon (7)), *Agrimonia* (Phelouzat (67)) — représentent, peut-être, une autre étape intermédiaire.

En définitive, nous croyons que les diverses modalités de la construction des inflorescences, décrites jusqu'à ce jour, loin de s'opposer irréductiblement, se complètent. Au cours de l'édification des inflorescences, l'entrée en activité du méristème d'attente peut se faire plus ou moins tardivement, et même ne pas avoir lieu, comme c'est le cas chez les monopodes florifères et certaines grappes indéfinies. Lorsqu'il entre en activité, ce peut être à la fin seulement de la construction de l'inflorescence, pour l'initiation de la fleur terminale (cf. certaines grappes définies) ; ou bien, à l'inverse, au début de celle-ci, pour réaliser, au cours d'une phase préflorale, une grande augmentation des dimensions du méristème et la dédifférenciation générale des cellules de l'apex, ce qui permet alors des initiations très nombreuses et plus ou moins simultanées : on en a pour exemple certaines grappes, les capitules et les ombelles.

*
* *

Ce travail a été effectué au laboratoire de Botanique de la Sorbonne.

C'est à M. le Professeur Plantefol, Membre de l'Institut, que nous devons le sujet de nos recherches. Nous lui sommes très reconnaissant de la confiance qu'il nous a toujours témoignée, et nous lui exprimons, ici, notre profonde gratitude pour nous avoir constamment guidé et conseillé avec grande bienveillance.

Nous tenons à remercier M. le Professeur Eichhorn d'avoir accepté de publier notre Mémoire dans la *Revue de Cytologie et de Biologie végétales*. L'intérêt qu'il a porté à la réalisation de notre travail et sa compréhension nous furent une aide précieuse. Nous le remercions également d'avoir bien voulu faire partie de notre Jury.

Nous adressons aussi nos remerciements à M. le Professeur Camefort, dont les conseils nous furent précieux, et qui a bien voulu se charger du rapport de notre thèse.

BIBLIOGRAPHIE

(1) Areschoug (F. W. C.). — 1877. Beiträge zur Biologie der Holzgewächse, 14, 15.

(2) Asa-Gray. — 1880. Structural botany. London, p. 44.

(3) Bernier (G.). — 1961. Ontogénie du méristème apical de *Sinapis alba* L. (Crucifères), depuis la graine jusqu'à l'édification de l'inflorescence. *C. R. Acad. Sc., 252,* 2750-2752.

(4) Bersillon (G.). — 1951. Sur le point végétatif de *Papaver somniferum* L. : structure et fonctionnement. *C. R. Acad. Sc., 232,* 2470.

(5) Bersillon (G.). — 1955. Recherches sur les Papavéracées. Contribution à l'étude du développement des Dicotylédones herbacées. *Ann. Sc. Nat. Bot.,* 11e série, *16,* 225-443.

(6) Bersillon (G.). — 1957. Répartition des fleurs sur un pied d'*Eschscholtzia californica* Cham. Notion d'anthoclades. *Rev. gén. Bot., 64,* 18-24.

(7) Bersillon (G.). — 1958. L'inflorescence terminale de *Reseda lutea* L. ; ses rapports avec la pousse végétative. *Rev. Cyt. et Biol. vég., 19,* 185-197.

(8) Boke (N. H.). — 1947. Development of the adult shoot apex and floral initiation in *Vinca rosea.* L. *Amer J. Bot., 34,* 433-439.

(9) Bonnand (J.). — 1959. Transformation de l'apex végétatif de *Nicotiana tabacum* L. (Variété white burley) en apex inflorescentiel. *C. R. Acad. Sc., 248,* 1209.

(10) Bourgeois (A.) et Damaskinos (T. H.). — 1858. Des bourgeons axillaires multiples dans les Dicotylédones. *Bull. Soc. Bot. Fr., 5,* 598-610.

(11) Bravais (A. et L.). — 1837. Essai sur la disposition symétrique des inflorescences. *Ann. Sc. Nat. Bot.,* 2e série, 7, 291-348.

(12) Buvat (R.). — 1951 *a.* Evolution histologique du point végétatif de *Myosurus minimus* L. *C. R. Acad. Sc., 232,* 1011-1013.

(13) Buvat (R.). — 1951 *b.* Transformation du point végétatif de *Myosurus minimus* L. en méristème floral. *Ibid.,* 2466.

(14) Buvat (R.). — 1951 *c.* La structure de l'apex de *Myosurus minimus* L. établie d'après son fonctionnement. *Ibid., 233,* 813.

(15) Buvat (R.). — 1952. Structure, évolution et fonctionnement du méristème apical de quelques Dicotylédones. *Ann. Sc. Nat. Bot.,* 11e série, *13,* 199-300.

(16) Buvat (R.). — 1955. Le méristème apical de la tige. *Ann. Biol., 31,* 596-656.

(17) Camefort (H.). — 1956. Etude de la structure du point végétatif et des variations phyllotaxiques chez quelques Gymnospermes. *Ann. Sc. Nat. Bot.,* 11e série, *17,* 1-185.

(18) Chabot-Jacquety (Y.). — 1960. Etude du méristème apical du *Rumex obtusifolius* D. C. aux différentes phases du développement. *C. R. Acad. Sc., 250,* 1540-1542.

(19) Champagnat (M.). — 1954 *a.* Ontogénie des bourgeons axillaires surnuméraires chez *Chaenorrhinum minus* (L.) Lange. *Ann. Sc. Nat. Bot.,* 11e série, *15,* 21-27.

(20) Champagnat (M.). — 1954 *b.* Etude comparée des premiers stades du développement des méristèmes axillaires, végétatifs et floraux chez les *Chaenorrhinum. Ann. Sc. Nat. Bot.,* 11e série, *15,* 111-115.

(21) Champagnat (P.). — 1965. Physiologie de la croissance et de l'inhibition des bourgeons : dominance apicale et phénomènes analogues. *Handbuch der Pflanzenphysiologie,* Band XV : Differenzierung und Entwicklung, Teil 1, 1106-1164.

(22) Clos (D.). — 1856. Discussion d'un principe d'organographie végétale concernant les bourgeons. *Bull. Soc. Bot. Fr., 3,* 4-10.

(23) Codaccioni (M.). — 1962. Recherches morphologiques et ontogéniques sur quelques Cupulifères. *Rev. Cyt. et Biol. vég., 25,* 1-208.

(24) Coste (H.). — 1901. *Flore,* 1, p. 294.

(25) Diomaiuto-Bonnand (J.). — 1966. Morphologie et ontogénie de quelques espèces de *Nicotiana.* Etude de l'inflorescence. *Rev. Cyt. et Biol. vég., 29,* 1-172.

(26) Favard (A.). — 1956. Transformation du point végétatif en méristème d'inflorescence chez *Drosera rotundifolia. C. R. Acad. Sc., 243,* 2124.

(27) Flot (L.). — 1905-1906-1907. Recherches sur la naissance des feuilles et sur l'origine foliaire de la tige. *Rev. gén. Bot.,* 1905, *17,* 449-472 ; 1906, *18,* 26-489 ; 1907, *19,* 26-169.

(28) Franck. — 1864. Ein Beitr. zur Kent. der Gef. Bünd. *Bot. Zeit.,* 382.

(29) Garrisson (Rh.). — 1949 *a.* Origin and development of axillary buds : *Syringa vulgaris. Amer. J. Bot., 36,* 205-213.

(30) Garrisson (Rh.). — 1949 *b.* Origin and development of axillary buds : *Betula papyrifera* Marsh. and *Euptelea polyandra* Sieb. and Zucc. *Amer. J. Bot., 36,* 379-389.

(31) Garrisson (Rh.). — 1955. Studies in the development of axillary buds. *Ibid., 42,* 257-266.

(32) Gifford (E. M. Jr.). — 1951. Ontogeny of the vegetative axillary bud in *Drymis Winteri* var. *Chilensis. Amer. J. Bot., 38,* 234-243.

(33) Gifford (E. M. Jr.) et Tepper (H. B.). — 1961. Ontogeny of the inflorescence in *Chenopodium album. Amer. J. Bot., 48,* 657-667.

(34) Goebel (K.). — 1882. Ueber die Verzweigung dorsiventraler Sprosse. *Arb. des bot. Inst. in Würz., 2,* 391.

(35) Gregoire (V.). — 1935. Les liens morphogénétiques entre la feuille et la tige dans les Dicotylées. *C. R. Acad. Sc., 220,* 1349.

(36) Gregoire (V.). — 1938. La morphogenèse et l'autonomie morphologique de l'appareil floral. I. Le carpelle. *La Cellule, 47,* 247-452.

(37) Gregory (F. C.) et Veale (J. A.). — 1957. A reassessment of the problem of apical dominance. *Symp. Soc. exp. Biol., 11,* 1-20.

(38) Hadj-Moustapha (M.). — 1956. Sur la phyllotaxie et la constitution de l'inflorescence chez le *Cleome spinosa* Jacq. *C. R. Acad. Sc., 243,* 1059-1061.

(39) Hadj-Moustapha (M.). — 1958. Organogenèse de la fleur axillaire chez quelques Capparidacées. *Ibid., 246,* 2390-2393.

(40) Hadj-Moustapha (M.). — 1959. Recherches sur les Capparidacées. Contribution à l'étude de l'inflorescence en grappe. *Thèse,* Paris, non publiée.

(41) Koch (L.). — 1893. Die vegetative Verzweigung der höheren Gewächse. *Jahrb. wiss. Bot., 25,* 380-488.

(42) Kundu (B. C.) et Rao (N. S.). — 1952. Origin and development of axillary buds in Jute (*Corchorus capsularis*). *Nature, 170,* 1128.

(43) Lance (A.). — 1958. Recherches cytologiques sur l'évolution de quelques méristèmes apicaux et sur ses variations provoquées par des traitements photopériodiques. *Ann. Sc. Nat. Bot.,* 11e série, *18,* 91-421.

(44) Lance-Nougarède (A.). — 1960. Ontogénie du méristème végétatif principal et des méristèmes latéraux reproducteurs chez *Veronica teucrium* L. (Scrofulariacées). *C. R. Acad. Sc., 250,* 2748.

(45) Lance-Nougarède (A.). — 1961. Comparaison du fonctionnement reproducteur chez deux plantes vivaces construisant des inflorescences en grappe indéfinie sans fleur terminale, *Teucrium scorodonia* L. et *Alyssum maritimum* Lamk. *Ibid., 252,* 924.

(46) Lance (A.) et Rondet (P.). — 1957. Evolution du méristème apical de *Beta vulgaris* L. (var. Cérès sucrière) de la germination à l'inflorescence. *C. R. Acad. Sc., 245,* 712.

(47) Lance (A.) et Rondet (P.). — 1958. Sur le fonctionnement du méristème apical de *Beta vulgaris* L. (var. Cérès sucrière) depuis la phase adulte jusqu'à la fleur terminale. *Ibid., 246,* 3177.

(48) Lance (A.) et Rondet (P.). — 1959. Ontogénie du méristème apical de *Primula malacoides* Franch. depuis la germination jusqu'à l'édification de l'inflorescence. *Ibid., 249,* 745.

(49) Lawalree (A.). — 1948. Histogenèse florale et végétative chez quelques composées. *La Cellule, 52,* 213-294.

(50) Levacher (Ph.). — 1964. Etude morphologique de la Parisette (*Paris quadrifolia* L.) : développement du rhizome et structure histologique du point végétatif. *C. R. Acad. Sc., 258,* 308-311.

(51) Levacher (Ph.). — 1967. Etude morphologique du *Paris quadrifolia* L. : l'organogenèse du rameau aérien jusqu'à la formation de la fleur terminale. *Ibid., 264,* 2284-2287.

(52) Louis (G.). — 1935. L'ontogenèse du système conducteur dans la pousse feuillée des Dicotylées et des Gymnospermes. *La Cellule, 44,* 87-172.

(53) Magin (N.). — 1960. Evolution de l'apex d'une plante bisannuelle : *Daucus carota* L., *Rev. Cyt. et Biol. vég., 21,* 401-438.

(54) Majumdar (G. P.). — 1942. The organization of the shoot in *Heracleum* in the light of development. *Ann. Bot., 6,* 49-81.

(55) Majumdar (G. P.) et Arshad (Ali.). — 1956. Developmental studies of *Phyllanthus niruri* L. and *P. reticulatus* Poir. (Euphorbiaceae), with special reference to the origin and nature of axillary vegetative buds. *Proc. Indian Acad. Sc.,* section B, *43,* 149-160.

(56) Majumdar (G. P.) et Datta (A.). — 1946. Developmental studies. I : origin and development of axillary buds, with special references to two Dicotyledones. *Proc. Ind. Acad. Sc., 23,* 249.

(57) Maresquelle (H. J.). — 1964. Sur la filiation des inflorescences (second apport). Travaux dédiés à Lucien Plantefol, 435-446. *Masson et Cie,* Paris (1965).

(58) Meyer (E.). — 1832. Die Metamorphose der Pflanze und ihre Widersacher. Kritische Blätter. *Linnaea, 7,* 401-460.

(59) Michaux (N.). — 1964. Structure et évolution du méristème apical, du *Jussieua grandiflora* Michx., durant les phases végétative et reproductrice. *Rev. Gén. Bot., 71,* 91-170.

(60) Miller (H. A.) et Wetmore (R. H.). — 1946. Studies on the developmental anatomy of *Phlox drummondii* Hook. III. The apices of mature plant. *Amer. J. Bot., 33,* 1-10.

(61) Nougarède (A.). — 1964. Organisation et fonctionnement du méristème apical des végétaux vasculaires. Travaux dédiés à Lucien Plantefol, 171-340, *Masson et Cie,* Paris (1965).

(62) Nougarède (A.). — 1965. Le méristème caulinaire des Angiospermes ; problèmes posés par le passage à la phase reproductrice. *Bull. Soc. Fr. Physiol. vég., 11,* n° 2, 105-137.

(63) Nougarède (A.) et Bronchart (R.). — 1965. Le métabolisme des acides nucléiques au cours des diverses phases du développement dans le méristème du *Perilla nankinensis. Bull. Soc. Fr. Physiol. vég., 11,* n° 2, 149-154.

(64) Panaitescu (C.). — 1959. Formation et destinée des bourgeons axillaires multiples chez *Fraxinus excelsior* L. *D.E.S.* Paris, non publié.

(65) Payer (J. B.). — 1857. *Traité d'organogénie comparée de la fleur.* Paris.

(66) Phelouzat (R.). — 1958. Ontogénie comparée d'une fleur latérale et de la fleur terminale chez l'*Agrimonia eupatoria* L. *C. R. Acad. Sc., 246,* 2393.

(67) Phelouzat (R.). — 1963. Morphologie, Phyllotaxie, Ontogénie de trois Rosacées : *Agrimonia eupatoria* L., *Poterium sanguisorba* L., *Geum urbanum* L., *Rev. Cyt. et Biol. vég., 26,* 101-347.

(68) Philipson (W. R.). — 1946. Studies in the development of the inflorescence. I : The capitulum of *Bellis perennis* L. *Ann. Bot., 10,* 257-270.

(69) Philipson (W. R.). — 1947 *a.* Some observations on the apical meristems of leafy and flowering shoots. *J. Linn. Soc. London, Bot., 53,* 187-193.

(70) Philipson (W. R.). — 1947 *b.* Studies in the development of the inflorescence. II : The capitulum of *Succisa pratensis* Moench. and *Dipsacus fullonum* L. *Ann. Bot., 11,* 285-297.

(71) Philipson (W. R.). — 1947 *c. Idem,* III : The thyrse of *Valeriana officinalis* L. *Ibid.,* 409-415.

(72) Philipson (W. R.) — 1948 *a. Idem,* IV : The capitula of *Hieracium borealis* Fries. and *Dahlia gracilis* Ortg. *Ibid., 12,* 65-75.

(73) Philipson (W. R.). — 1948 *b. Idem,* V : The raceme of *Lobelia dorthmanna* L. and other Campanulaceous inflorescences. *Ibid.,* 147-156.

(74) Philipson (W. R.). — 1949. The ontogeny of the shoot apex in Dicotyledons. *Biol. Rev., 24,* 21-50.

(75) Plantefol (L.). — 1946-1947. Fondements d'une théorie phyllotaxique nouvelle. La théorie des hélices foliaires multiples. *Ann. Sc. Nat. Bot.,* 11e série, 1946, *7,* 153-229 ; 1947, *8,* 1-71.

(76) Plantefol (L.). — 1947. Hélices foliaires, point végétatif et stèle chez les Dicotylédones. *Rev. Gén. Bot., 54,* 49-81.

(77) Plantefol (L.). — 1948. L'Ontogénie de la fleur. *Ann. Sc. Nat. Bot.,* 11e série, *9,* 31-186.

(78) Plantefol (L.). — 1957. Sur deux notes relatives à l'ontogénie d'inflorescences. *C. R. Acad. Sc., 245,* 603.

(79) Poux (N.). — 1958. Comportement du méristème apical de deux variétés de Blé, *Triticum sativum* Lamk., l'une de printemps, l'autre d'automne, semées simultanément au printemps. *Rev. Cyt. et Biol. Vég., 19,* 273-310.

(80) Rauh (W.) et Reznik (H.). — 1951. Histogenetische Untersuchungen an Blüten-und Infloreszenzachsen. I Teil : Die Histogenese becherförmiger Blüten und Infloreszenzachsen sowie der Blütenachsen einiger Rosoïdeen. *Sitzgsber. Heidelberg. Akad. Wiss., Math. naturwiss. Kl., 3,* 139-207.

(81) Rauh (W.) et Reznik (H.). — 1953. *Idem,* II Teil : Die Histogenese der Achsen und köpfchenförmiger Infloreszenzen. *Beit. Biol. Pflanzen, 29,* 233-296.

(82) Reeve (R. M.). — 1943. Comparative ontogeny of the inflorescence and the axillary vegetative shoot in *Garrya elliptica* Dougl. *Amer. J. Bot., 30,* 609-619.

(83) Roeper (J.). — 1826. Enumeratio Euphorbiarum, 26, et Observationes aliquot in florum inflorescentiarumque naturam. *Linnaea, 1,* 433-466.

(84) Russel (W.). — 1892. Recherches sur les bourgeons multiples. *Ann. Sc. Nat. Bot.,* 7e série, *15,* 95-202.

(85) Saint-Come (R.). — 1965. L'apex du *Coleus blumei* durant les phases végétative, préflorale et reproductrice. *Bull. Soc. Fr. Physiol. vég., 11,* n° 2, 139-147.

(86) Schleiden (M. J.). — 1837. *Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik.* Leipzig.

(87) Schmidt (A.). — 1924. Histologische Studien an Phanerogamen Vegetationspunkten. *Bot. Arch., 8,* 345-404.

(88) Sharman (B. C.). — 1945. Leaf and bud initiation in the Gramineae. *Bot. Gaz., 106,* 269-289.

(89) Taillandier (J.). — 1960. Etude des bourgeons axillaires des rejets de l'orme champêtre (*Ulmus campestris* L.) *D. E. S.* Paris, non publié.

(90) Tucker (S. C.). — 1960. Ontogeny of the floral apex of *Michelia fuscata*. *Amer. J. Bot.*, *47*, 266-277.

(91) Vakili-Nejad (A.). — 1961. Point végétatif et bourgeons axillaires du *Convolvulus sepium*. *Thèse Université. Paris.* Non publiée.

(92) Vaughan (J. G.). — 1955. The morphology and growth of vegetative and reproductive apices of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., *Capsella bursa-pastoris* (L). Medic. and *Anagallis arvensis* L. *Journ. Linn. Soc. London*, *55*, 279-301.

(93) Velenovsky (J.). — 1884. Oserialnich Pupenech. Zolastni Ostisk ze zprav azasedani Kralowské ceské spoleenosti nank, Prag.

(94) Vescovi (P.). — 1958 *a*. Phyllotaxie, point végétatif et vascularisation du *Lathyrus aphaca* L. *Rev. Cyt. et Biol. Vég.*, *19*, n° 4, 377-432.

(95) Vescovi (P.). — 1958 *b*. Evolution du point végétatif du *Lathyrus aphaca* L. au cours d'un plastochrone. *C. R. Acad. Sc.*, *247*, 498-501.

(96) Vescovi (P.). — 1959. Phyllotaxie du *Sarothamnus scoparius* Koch. *Ibid.*, *248*, 2625-2627.

(97) Vescovi (P.). — 1960. Ontogenèse comparée du bourgeon axillaire et de la fleur axillaire chez le *Lathyrus aphaca* L. *Ibid.*, *250*, 2421-2423.

(98) Vescovi (P.). — 1961 *a*. Passage de deux à trois hélices foliaires chez le *Sarothamnus scoparius* Koch. *Ibid.*, *252*, 160-162.

(99) Vescovi (P.). — 1961. *b*. Organogenèse des rameaux végétatifs et ontogenèse des bourgeons axillaires multiples chez le *Spartium junceum* L. *Ibid.*, *253*, 1728-1730.

(100) Vescovi (P.). — 1962. Ontogenèse des inflorescences en grappe indéfinie sans fleur terminale, chez le *Spartium junceum* L. *Ibid.*, *255*, 3459-3461.

(101) Vescovi (P.). — 1964. Etude comparée de l'ontogenèse de la grappe terminale indéfinie sans fleur terminale chez le *Spartium junceum* L. et du fonctionnement de l'apex du *Lathyrus aphaca* L. dans sa phase reproductrice. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, Mémoires, 173-179.

(102) Vescovi (P.). — 1966. Ontogenèse comparée du bourgeon axillaire végétatif et du bourgeon axillaire reproducteur chez le *Sarothamnus scoparius* Koch. *C. R. Acad. Sc.*, *263*, 1375-1378.

(103) Viaud Grand-Marais. — 1860. Note sur la germination surnuméraire du *Carpinus betulus*. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, *7*, 839-841.

(104) Wardlaw (C. W.). — 1943. Experimental and analytical studies of Pteridophytes. I. Preliminary observations on the development of buds on the rhizome of the Ostrich fern (*Mattenccia Struthiopteris* Tod.) *Ann. Bot.*, *7*, 173-184.

(105) Wydler (H.). — 1843. Morphologische Mittheilungen. *Bot. Zeit.*, *1*, 225.

(106) Zimmerman (W. A.). — 1928. Histologische Studien am Vegetationspunkt von *Hypericum malum*. *Jahr. wiss. Bot.*, *68*. 289-344.

EXPLICATION DES PLANCHES

Afin d'éviter les répétitions, nous donnons ci-dessous l'explication des légendes les plus fréquemment utilisées, soit :

A. i : anneau initial ; A. i. r : anneau initial restauré ou en voie de restauration ; d. p : division péricline sous-épidermique ; d. p. p : division péricline profonde ; ec : écaille ; I. fl : initium floral ; m : moelle ; m. a : méristème d'attente ; m. a. s : méristème apical superficiel ; m. m : méristème médullaire ; P. fl : primordium floral ; Prc : procambium ; z. a : zone apicale ; z. ec : zone en écaille.

Planche I : *Spartium junceum* L.

Fig. 1 : Rameaux de *Spartium junceum* L. qui s'achèvent tous par une grappe terminale le plus souvent indéfinie, sans fleur terminale.

Fig. 2 : Grappe terminale plus grossie. Les bractées qui axillaient les fleurs sont déjà tombées.

Fig. 3 : Portion basale d'une grappe terminale montrant que les deux premières fleurs de la grappe se sont développées à l'aisselle des deux dernières feuilles formées ; c'est à partir de la troisième fleur seulement que la première bractée était apparue.

Planche II : *Sarothamnus scoparius* Koch.

Fig. 1 et Fig. 2 : Le *Sarothamnus scoparius* Koch. au printemps : la plupart des bourgeons axillaires donnent de nouveaux rameaux végétatifs : quelques-uns se sont transformés en fleur. La figure 1 évoque une plante à inflorescence en grappe, mais la figure 2, plus grossie, montre qu'il n'en est rien, les fleurs naissant çà et là à l'aisselle des feuilles.

Fig. 3 : Fragment de rameau principal : en A, développement d'un bourgeon axillaire végétatif en rameau ; en B et C, fleurs issues chacune du développement d'un bourgeon axillaire reproducteur, avec déjà un rameau végétatif de *remplacement* (r. r.).

Fig. 4 : Une fleur : à la base, écailles du bourgeon reproducteur ; sur le pédoncule, traces d'insertion de deux des trois formations foliaires réduites (f. r.).

Fig. 5 : Extrémité de rameau fleuri montrant des fleurs géminées en B et C : la fleur fanée terminait le rameau axillaire reproducteur, alors que la fleur plus jeune s'est développée en lieu et place d'un bourgeon végétatif de *remplacement* contrairement à ce qui s'est passé en A.

Planche III : *Lathyrus aphaca* L.

Fig. 1 : Jeune plant issu de germination. Les deux premières formations foliaires réduites à des écailles à trois dents (f. f. r), ainsi que les deux feuilles normales bifoliolées (f) sont bien visibles ; le bourgeon terminal est caché entre les stipules (st) très grandes de la deuxième feuille réduite à une pointe. f_1 : première feuille réduite à une pointe.

Fig. 2 : Plant bien développé mais encore végétatif. L'axe principal est à droite : on reconnaît les deux formations foliaires réduites et les deux feuilles normales bifoliolées ; viennent ensuite trois nœuds où la feuille est remplacée par une minuscule pointe foliaire (qui n'est pas visible à ce grossissement), la première vrille (v) n'apparaissant qu'au huitième nœud.

A gauche un rameau secondaire qui s'est développé à l'aisselle de la deuxième formation foliaire réduite de l'axe principal. Ce rameau secondaire

ne montre que quatre nœuds bien visibles, et ne possèdera que deux types de feuilles : les pointes foliaires réduites seules présentes ici, et les vrilles.

Fig. 3 : Fragment terminal plus grossi du rameau principal encore végétatif représenté sur la figure 2. Le bourgeon terminal est caché entre les deux stipules de la dernière vrille visible. Cette photo nous montre six nœuds à vrille, ainsi que le dernier nœud pour lequel la feuille est représentée seulement par une pointe foliaire non repérable à ce grossissement.

Planche IV : *Lathyrus aphaca* L.

Fig. 1 : Plant arrivé à la phase reproductrice et ayant déjà produit des fleurs. L'axe principal (a. p) est réduit et ce sont les rameaux secondaires nés à l'aisselle des formations foliaires réduites qui sont bien développés, ainsi que les rameaux nés à l'aisselle des premières pointes foliaires de ces rameaux secondaires. Une fleur (fl) est présente à l'aisselle de chaque vrille (v) dans la partie supérieure des rameaux les plus robustes. Le rameau secondaire de gauche (né à l'aisselle de la première formation foliaire réduite) montre un bourgeon axillaire végétatif (b. ax) se développant à l'aisselle de la vrille qui précède immédiatement la première vrille axillant une fleur.

st : stipule.

Fig. 2 : Portion terminale plus grossie du rameau situé à gauche sur la figure 3 et qui a atteint la phase reproductrice. Le bourgeon terminal est caché entre les deux stipules de la dernière vrille visible.

On remarque un bourrelet très haut sur les pédoncules floraux, correspondant à une articulation (ar).

Fig. 3 : Fragments de rameaux plus âgés : ce sont les gousses qui sont visibles à l'aisselle des vrilles. Remarquer l'articulation du pédoncule.

Planche V : *Lathyrus aphaca* L.

Fig. 1 : Coupe transversale dans un apex effectuée 30 μ sous le scalp. L'initiation semi-circulaire de l'ensemble *feuille-stipules* n débute. Divisions péricliines sous-épidermiques intéressant une demi-circonférence de l'apex, et amorçant l'allongement de ce dernier suivant un diamètre. I. n : initium correspondant à la feuille n et à ses deux stipules.

Fig. 2 : Coupe transversale effectuée 40 μ sous le scalp. Développement, suivant une demi-circonférence du point végétatif, du primordium (Pn-1) de la feuille n-1 et de ses deux stipules. Le bombement est déjà plus prononcé dans la région médiane, région correspondant à la *feuille* proprement dite.

Fig. 3 : Coupe transversale effectuée 75 μ sous le scalp. L'ébauche de l'ensemble *feuille-stipules* n-2 s'est scindée en trois parties distinctes : une médiane vn-2 se développant en vrille, et deux latérales stn-2 formant les deux stipules de cette vrille vn-2.

(Fig. 1, 2 et 3, Brasil - Hématoxyline).
(L'échelle portée sur la figure 2 est valable pour les trois figures).

Planche VI : *Lathyrus aphaca* L.

Fig. 1 : Coupe longitudinale du sommet végétatif effectuée perpendiculairement au plan des stipules. L'anneau initial est restauré au-dessus des bourrelets stipulaires stn et st'n.

stn et st'n : portions du primordium semi-circulaire de l'ensemble *feuille-stipules* n, correspondant aux deux futures stipules. stn est déjà légèrement plus développé que st'n : ceci est dû à ce que l'une des deux stipules d'une même *feuille* se développe plus rapidement que l'autre.

st n-1, st n-2, st n-3 : stipules des feuilles n-1, n-2, n-3.

Fig. 2 : Coupe longitudinale du point végétatif effectuée dans un plan parallèle à la surface des stipules. A droite, primordium (P. n) de la feuille n ; son cordon de procambium est déjà différencié.

L'anneau initial se restaure par des divisions anticlines dans le flanc de l'apex immédiatement supérieur à ce primordium. Il n'y a pas encore trace, dans le flanc opposé, de l'initiation de la feuille suivante n+1.

(Fig. 1 et 2, Navachine - Hématoxyline).

Planche VII : *Lathyrus aphaca* L.

Fig. 1 : Coupe longitudinale effectuée dans un plan parallèle à la surface des stipules (Test de Brachet). Mise en évidence des zones actives du point végétatif : ce sont l'anneau initial et le méristème médullaire ; la zone apicale par contre est inactive : elle forme le méristème d'attente.

A gauche, dans l'anneau initial, une division péricline sous-épidermique marque l'initiation de la prochaine *feuille* n+1.

A droite, la *feuille* n, future vrille, au stade de toute jeune ébauche. Dans le flanc de l'apex qui lui est immédiatement supérieur, l'anneau initial est restauré.

Fig. 2 : Coupe longitudinale d'un sommet reproducteur effectuée perpendiculairement au plan des stipules (Navachine-Hématoxyline). L'apex est légèrement plus large, et en dôme plus surbaissé au-dessus des bourrelets stipulaires de la feuille n que l'apex purement végétatif représenté Pl. VI, fig. 1. Ce sommet est déjeté ici vers la gauche par les jeunes fleurs formées qui se développent très rapidement et occupent de ce fait beaucoup de place dans le bourgeon terminal (un fragment de la fleur (fl. n-2) qui se développe à l'aisselle de la feuille n-2 est d'ailleurs visible sur cette coupe). L'échantillon coupé montrait des fleurs de plus en plus développées jusqu'à l'aisselle de la feuille n-6. Ce déplacement est indépendant du basculement d'axe normalement visible sur les coupes longitudinales effectuées dans un plan parallèle à la surface des stipules.

st. n et st'. n : portions du primordium semi-circulaire de l'ensemble *feuille-stipules* n correspondant aux deux futures stipules.

Planche VIII : *Lathyrus aphaca* L.

Fig. 1 : Coupe longitudinale d'un sommet de rameau au début de la phase reproductrice effectuée dans un plan parallèle à la surface des stipules (Regaud-Hématoxyline). Le méristème d'attente est toujours inactif, l'activité demeurant localisée dans l'anneau initial. Initiation d'une fleur, par des divisions périclines profondes, à l'aisselle de la dernière feuille n encore à l'état de primordium (zone en écaille très nette).

A l'aisselle de l'ébauche foliaire n-1, primordium floral naissant (la zone en écaille est déjà plus ou moins estompée) ; à l'aisselle de l'ébauche foliaire n-2, primordium floral très méristématique encore indifférencié (avec cependant apparition du méristème médullaire).

Fig. 2 : Coupe longitudinale effectuée dans un sommet de rameau reproducteur âgé parallèlement à la surface des stipules (Navachine - Hématoxyline) ; (cf. schémas fig. 15 a et b).

Le développement des primordiums floraux est très rapide (cf. figure précédente) : à l'aisselle du primordium de la feuille n se voit déjà un jeune primordium floral (P. fl. n) ; à l'aisselle de la feuille n-2 la fleur axillaire (fln-2) a déjà initié ses sépales. (La coupe n'est pas axiale pour cette dernière fleur).

PLANCHE IX : *Lathyrus aphaca* L.

Fig. 1 : Dernier bourgeon axillaire végétatif formé, se développant à l'aisselle de la feuille n-4 d'un rameau devenu ensuite reproducteur. Ce bourgeon axillaire présente déjà la phase de transition. (Brasil-Hématoxyline).

d. p : division péricline sous-épidermique annonçant l'initiation de la feuille f_3. P. ax : primordium axillaire végétatif à l'aisselle de l'ébauche foliaire f_1 (qui a été la première feuille formée).

Fig. 2 : Avant-dernier bourgeon axillaire végétatif se développant à l'aisselle de la feuille n-5 et qui a déjà atteint la phase reproductrice (cf. figure précédente) : à l'aisselle de la feuille f_3 encore à l'état de primordium naissant, un volumineux primordium floral se développe.

d. p : division péricline sous-épidermique annonçant l'initiation de la feuille f_4.

Le primordium axillaire végétatif situé à l'aisselle de l'ébauche foliaire f_2 n'est pas visible sur cette coupe qui n'est pas axiale pour lui.

PLANCHE X : *Lathyrus aphaca* L.

Ontogénie de la fleur

Fig. 1 : Primordium floral à l'aisselle de la feuille n-1 déjà légèrement zoné par différenciation de la zone apicale (Brasil-Hématoxyline).

Fig. 2 : Le pédoncule floral s'individualise. Le méristème floral s'élargit cependant que des divisions périclines sous-épidermiques annoncent l'initiation du sépale ventral (S. v.) à partir de l'anneau initial floral (A. i. fl). Le méristème d'attente est encore reconnaissable.

Fig. 3 : Initiation par divisions périclines sous-épidermiques du pétale dorsal (I. P. d). Les sépales sont à l'état de primordium. La zone apicale a tendance à devenir homogène et plus méristématique.

S. d : bord d'un sépale dorsal.

Fig. 4 : Début de la surrection du pétale dorsal (P. d). La coupe n'est pas axiale pour l'ensemble de la fleur, mais seulement pour le pétale dorsal : la trace du procambium de ce pétale est déjà visible.

(Fig. 2 à 4, Navachine-Hématoxyline).
(Les figures 1, 2, 3 et 4 représentent des coupes effectuées dans un plan parallèle au plan des stipules).

PLANCHE XI : *Lathyrus aphaca* L.

Fig. 1 : Le méristème floral s'est élargi et commence à se bomber pendant que le pédoncule floral s'est encore allongé. Les primordiums des sépales latéraux (S. l) sont bien individualisés. A leur contact, vers l'intérieur, initiation des étamines du cycle externe (I. E). Le méristème d'attente a fait place au méristème apical superficiel.

Fig. 2 : Surrection des primordiums des étamines du cycle externe (P. E) à l'intérieur des ébauches des sépales latéraux. Le reste du méristème apical superficiel continue à se bomber.

Fig. 3 : Jeune fleur ayant formé les primordiums des étamines, tant du cycle externe que du cycle interne, qui apparaissent sous forme d'un double bourrelet à l'intérieur des sépales (S) encore à l'état d'ébauches. Le méristème apical restant est devenu le méristème pistillaire (m. p) qui donne naissance au primordium du carpelle unique.

(Les figures 1 et 2 correspondent à des coupes effectuées dans un plan perpendiculaire aux stipules ; la figure 3 représente une coupe effectuée dans un plan parallèle au plan des stipules)

Fig. 4 : Jeune fleur. Toutes les pièces florales sont édifiées. Remarquer l'articulation (ar) du pédoncule floral.

Du fait du basculement d'axe, et la coupe étant faite perpendiculairement aux stipules, le bourgeon terminal (b. t) n'est pas coupé axialement.

P : pétale ; S : sépale ; st n-5 et st' n-5 : stipules de la feuille n-5.

(Fig. 1 à 4, Navachine-Hématoxyline).

Planche XII : *Spartium junceum* L.

Fig. 1 : Extrémité de grappe ne montrant pas de fleur terminale.

Au-dessus de l'insertion de la dernière fleur, l'extrémité de l'inflorescence est mortifiée (e. m. i).

Fig. 2 : Extrémité de grappe montrant une fleur terminale (fl. t). Les deux dernières fleurs initiées avant la transformation du point inflorescentiel en fleur terminale ont avorté et sont tombées. On reconnaît leurs cicatrices d'insertion (c. i) visibles sous la fleur terminale.

Fig. 3 : Grappe dont l'extrémité desséchée, ne va pas tarder à se détacher. Dans ce cas le point inflorescentiel ne produit pas non plus de fleur terminale. Il meurt avant (comme dans le cas représenté figure 1).

b : bractées qui tombent très tôt ; p. d : partie desséchée de l'extrémité de la grappe.

Fig. 4 et 5 : Deux exemples de développement de rameaux multiples à partir de bourgeons sériés nés à l'aisselle d'une même feuille, dont on ne voit plus que la cicatrice d'insertion (c. i. f). Dans les deux cas, c'est le premier bourgeon formé B_1 qui a produit le rameau axillaire le plus vigoureux (R_1), alors que le dernier bourgeon formé, ici le troisième, B_3, ne se développe que très peu et donne un rameau court et frêle (R_3). (Très souvent même, ce troisième bourgeon ne se transforme pas en rameau). Le rameau R_2 évolue normalement, mais montre un diamètre plus réduit que celui de R_1. Sur les rameaux les cicatrices des insertions foliaires sont plus ou moins opposées-décussées (un léger décalage en hauteur existe le plus souvent entre les deux feuilles d'un même verticille : le fonctionnement des deux hélices foliaires n'est pas parfaitement synchrone).

a. p : axe principal ; R : rameau né isolément à l'aisselle de la feuille qui était opposée à celle qui axillait les trois bourgeons multiples.

Fig. 6 : Jeune plant issu de germination : sur la tige principale les feuilles (f_1, f_2, etc.) simples, entières, sont alternes et présentent entre elles un angle de divergence de 2/5. Remarquer par contre que les feuilles des rameaux axillaires (r. a) sont en disposition opposée-décussée.

Planche XIII : *Spartium junceum* L.

Fig. 1 a et b : Coupe longitudinale du sommet végétatif. (Navachine-Hématoxyline).

En a, noter la grande extension prise par la moelle.

En b, le point végétatif montre une zonation caractéristique : anneau initial, méristème médullaire et méristème d'attente moins méristématique.

Fig. 2 : Coupe longitudinale du point végétatif : zonation mettant en évidence l'activité de l'anneau initial par le test de Brachet.

Fig. 3 : Coupe longitudinale du sommet végétatif (Regaud-Hématoxyline) montrant, à gauche, le soubassement foliaire de la feuille n (s. f. n) qui s'est épaissi latéralement avant la surrection de l'ébauche.

PLANCHE XIV : *Spartium junceum* L.

Fig. 1 : Coupe longitudinale au niveau de l'initium gemmaire (I. B_1) dernier formé et qui se trouve à l'aisselle de la feuille n-3 d'une tige issue de germination. Pas de zone en écaille repérable. Les cellules sont très méristématiques. (Navachine-Hématoxyline).

Fig. 2 : Primordium axillaire végétatif B_1 structuré, en coupe longitudinale (Test de Brachet) : on y reconnaît le méristème d'attente inactif, le méristème médullaire et l'anneau initial plus riche en acides ribonucléiques.

Dans l'anneau initial, à gauche comme à droite, des divisions périclines sous-épidermiques annoncent l'initiation des deux feuilles du deuxième verticille.

A gauche, vers la feuille axillante, au contact de la base des cellules de l'anneau initial, naissance d'une zone en écaille de cellules aplaties isolant un îlot de cellules qui deviendra l'initium du bourgeon surnuméraire B_2.

PLANCHE XV : *Spartium junceum* L.

Fig. 1 : Coupe longitudinale au niveau de l'initium de B_2, à la base du bourgeon axillaire B_1 qui a déjà initié ses quatre premières feuilles. Mise en évidence de la zone en écaille, dont l'individualisation est antérieure aux divisions périclines profondes, qui affecteront l'îlot de cellules méristématiques (i. c. m) limité par cette zone, et qui annonceront la surrection du bourgeon surnuméraire B_2. (Une division anticline (d. a) est visible dans la zone en écaille).

Fig. 2 : a) Groupe de bourgeons multiples nés à l'aisselle d'une même feuille. B_1 est très développé et a déjà produit six feuilles plus ou moins opposées-décussées ; B_2 initie les deux feuilles de son deuxième verticille ; B_3 est encore à l'état de jeune primordium indifférencié.

b) Les deux bourgeons surnuméraires, B_2 et B_3. On reconnaît les restes de la zone en écaille qui était apparue à la base de B_2 lors de l'initiation de B_3 ; le bourgeon de deuxième ordre B_2 montre une zonation typique avec anneau initial, méristème d'attente et méristème médullaire. Les deux feuilles (f_2 et f'_2) de son deuxième verticille sont à l'état de primordium naissant.

Fig. 3 : Groupe de bourgeons multiples plus âgés que ceux de la figure 2. Les feuilles de B_1 les plus récemment initiées sont en disposition alterne et non plus opposée-décussée : ce bourgeon B_1 a produit un rameau axillaire de premier ordre et va passer de la phase végétative à la phase inflorescentielle. B_2 est développé en jeune rameau axillaire de deuxième ordre, tandis que B_3, qui n'est pas coupé axialement, a déjà produit ses deux premières feuilles.

(Fig. 1, 2 et 3, Navachine-Hématoxyline).

PLANCHE XVI : *Spartium junceum* L.

Fig. 1: Coupe transversale effectuée au niveau de l'insertion de la feuille n-1 du verticille Vn-1. On reconnaît la zone en écaille qui isole le futur initium I. B_1 du bourgeon axillaire de premier ordre B_1.

Fig. 2 : Coupe transversale effectuée au niveau de l'insertion de la feuille n-5 du verticille Vn-5. Le massif cellulaire correspondant à la base du bourgeon axillaire B_1 est nettement reconnaissable et montre deux à trois files de cellules aplaties formant une zone en écaille tournée vers la feuille axillante et qui isole le futur initium I. B_2 du bourgeon de deuxième ordre B_2.

Fig. 3 : Coupe transversale montrant à l'aisselle d'une même feuille les deux bourgeons axillaires multiples B_1 et B_2. Il n'y a pas encore trace du bourgeon de troisième ordre B_3.

(Fig. 1, 2 et 3, Navachine-Hématoxyline).

PLANCHE XVII : *Spartium junceum* L.

Fig. 1 : Passage à la phase reproductrice : coupe longitudinale. Persistance dans le méristème apical de la zonation de type végétatif ; l'anneau initial reste actif. (Navachine-Hématoxyline). A l'aisselle des deux dernières feuilles, ce sont déjà deux fleurs qui sont initiées.
b : première bractée.

Fig. 2 : Phase inflorescentielle : coupe longitudinale. Le point inflorescentiel garde la zonation de type végétatif : anneau initial riche en acides ribonucléiques, méristème d'attente et méristème médullaire. A droite, l'anneau initial est restauré et une zone en écaille s'individualise qui isolera le futur initium floral à l'aisselle de la neuvième bractée (b) (Test de Brachet).

Fig. 3 : Sommet d'une inflorescence en coupe longitudinale mettant en évidence la formation d'un soubassement bractéal (s. b-2) préalablement à toute surrection verticale de l'ébauche de la bractée ; à gauche le soubassement de la bractée b-2 (onzième bractée) qui débute sa croissance verticale est très épais ; à droite le jeune primordium bractéal (P. b) est initié et commence à s'accroître latéralement pour former d'abord le soubassement bractéal. (Regaud-Hématoxyline).

Fig. 4 : Coupe longitudinale d'un apex inflorescentiel montrant, à droite, l'initiation de la huitième bractée (I. b) dans l'anneau initial par des divisions périclines sous-épidermiques. A gauche, à l'aisselle de la bractée b-1, une zone en écaille est déjà formée ; à l'intérieur de l'îlot de cellules qu'elle isole, des divisions périclines profondes apparaissent, annonçant l'initiation de la fleur axillaire. Au-dessus de la zone en écaille l'anneau initial est restauré. (Navachine-Hématoxyline).

PLANCHE XVIII : *Spartium junceum* L.

Ontogénie de la fleur

Fig. 1 : Coupe longitudinale montrant la fin de l'initiation d'une fleur, à l'aisselle de la bractée b-2 par des divisions périclines profondes ; un léger bombement annonçant le primordium floral est déjà visible. La zone en écaille est encore reconnaissable.

Fig. 2 : Jeune primordium floral indifférencié à l'aisselle de la bractée b-3. La zone en écaille encore repérable voit ses cellules s'élargir et se différencier.

(Fig. 1 et 2, Navachine-Hématoxyline).

Fig. 3 : Jeune primordium floral zoné à l'aisselle de la bractée b-4 : la zone apicale axiale s'est différenciée et est moins riche en acides ribonucléiques que les flancs où va s'installer l'anneau initial floral.

Fig. 4 : Primordium floral zoné à l'aisselle de la bractée b-6. L'activité est localisée dans l'anneau initial floral (A. i. fl). A droite, divisions périclines sous-épidermiques annonçant l'initiation du sépale ventral.
m. a. fl : méristème d'attente floral.

Fig. 5 : Coupe longitudinale d'un jeune bouton floral ayant initié ses sépales : à droite le sépale ventral (S. v) à l'état d'ébauche ; à gauche bord d'un sépale dorsal (b. S. d). A l'intérieur du sépale ventral, début d'initiation d'une étamine du cycle externe (I. E). A gauche, par contre, c'est l'initium du pétale dorsal (I. P. d) qui est visible. Le méristème d'attente floral disparaît : la zone apicale devient homogène et par dédifférenciation va se transformer en méristème apical superficiel. Le cordon de procambium présent à gauche, semble correspondre à l'initium du pétale dorsal.

Fig. 6 : Coupe longitudinale d'un jeune bouton floral (à peu près au même stade que celui représenté fig. 5) effectuée à l'aisselle de la bractée b-8, dans un plan perpendiculaire aux deux préfeuilles (Prf) qui sont ici à l'état d'ébauche. A l'intérieur des préfeuilles, initiation de deux pétales latéraux (I. P. l) à par-

tir des restes de l'anneau initial floral. Le méristème d'attente floral est encore reconnaissable, mais son épaisseur diminue et le méristème apical ne va pas tarder à s'individualiser par dédifférenciation de la zone apicale.

(Fig. 3, 4, 5 et 6, Test de Brachet).

PLANCHE XIX : *Spartium junceum* L.

Ontogénie de la fleur (*suite*)

Fig. 1 : Coupe longitudinale d'une fleur un peu plus âgée que celle représentée planche XVIII figure 5 ; le pétale dorsal est à l'état de primordium (P. P. d), alors que l'étamine du cycle externe, initiée à l'intérieur du sépale ventral (S. v), est encore à l'état d'initium (I. E). Le méristème apical superficiel est à présent très méristématique.

Fig. 2 : Coupe longitudinale effectuée dans un plan perpendiculaire aux deux préfeuilles (Prf). Les pétales latéraux (P. l) sont à l'état d'ébauche (dans le pétale latéral situé à gauche, on remarque un cordon de procambium).

A l'intérieur de chacun des pétales, initiation d'une étamine du cycle interne à partir des cellules périphériques du méristème apical superficiel.

(Fig. 1 et 2, Test de Brachet).

PLANCHE XX : *Spartium junceum* L.

Ontogénie de la fleur (*suite*)

Fig. 1 : Coupe transversale d'une jeune fleur au moment de la surrection des pétales : les cinq pétales sont nés en même temps. (Navachine-Hématoxyline).

P. v, P. l, P. d : pétale ventral, latéral ou dorsal. S. d, S. l : sépale dorsal ou latéral (le sépale ventral, qui n'apparaît pas ici, est visible sur la coupe suivante, effectuée 5 μ plus bas).

Fig. 2 : Coupe longitudinale passant par le sépale ventral (S. v.). Le pétale dorsal est à l'état de jeune ébauche, alors que l'étamine du cycle externe visible à l'intérieur du sépale ventral est à l'état de primordium (P. E). Le méristème apical superficiel commence à se bomber.

b. S. d : bord d'un sépale dorsal.

Fig. 3 : Jeune fleur chez laquelle la partie centrale du méristème apical superficiel, laissée inemployée après la surrection des étamines, se transforme en méristème pistillaire (m. p) qui commence à s'allonger.

(Fig. 2 et 3, Test de Brachet).

PLANCHE XXI : *Spartium junceum* L.

Fig. 1 : Sommet, en fin de végétation, d'une grappe qui sera indéfinie, sans fleur terminale. Le point inflorescentiel (P. i) perd sa zonation et ne va pas tarder à se parenchymatiser. A l'aisselle des dernières bractées formées (b-1, b-2), on ne voit pas trace d'initiums ou de primordiums floraux.

Fig. 2 : Sommet, en fin de végétation, d'une grappe qui sera définie. La fleur terminale a déjà ébauché ses sépales (S) ; à gauche elle montre un primordium de pétale (P. P) ; à droite, à l'aisselle du sépale, initiation d'une étamine (I. E). On reconnaît le méristème apical superficiel.

A l'aisselle des dernières bractées, des primordiums floraux sont visibles, mais leur développement est moins rapide que celui de la fleur terminale.

(Fig. 1 et 2, Test de Brachet).

PLANCHE XXII : *Sarothamnus scoparius* Koch.

Fig. 1 : Coupe longitudinale du sommet végétatif d'un rameau axillaire orthotrope, bien développé, ayant déjà produit vingt feuilles, et prélevé en juin sur une plante vigoureuse. Zonation caractéristique du point végétatif.

P. g : primordium gemmaire indifférencié à l'aisselle de la feuille n-4. La *zone en écaille* n'est déjà plus reconnaissable.

Fig. 2 : Coupe longitudinale montrant la répartition des tanins à l'intérieur des cellules du sommet végétatif d'un jeune rameau axillaire, prélevé en mars sur une plante vigoureuse, et commençant à se développer (trois ou quatre feuilles seulement ont été formées après les écailles du bourgeon). Les tanins, présents en grande abondance dans la moelle et l'écorce, ainsi que dans les feuilles bien développées, sont, par contre, presque complètement absents des cellules du point végétatif, ainsi que de celles de l'initium gemmaire (I. g) visible à droite à l'aisselle de la feuille n-3. Noter également l'absence de tanins dans les cellules du procambium de cette même feuille n-3.

Avant la surrection verticale de l'ébauche de la feuille n encore à l'état de primordium, il y a eu formation d'un soubassement foliaire (s. f. n) qui s'est épaissi latéralement.

La zonation du point végétatif se reconnaît, bien qu'elle ne soit pas très marquée.

(Les tanins apparaissent, sur cette photographie, comme des taches noires plus ou moins importantes).

Fig. 3 : Coupe longitudinale, effectuée à l'aisselle de la feuille n-3, au niveau de l'initium gemmaire dernier formé. Une *zone en écaille* est visible.

(Fig. 1 et 3, Test de Brachet ; Fig. 2, Navachine-Hématoxyline).

PLANCHE XXIII : *Sarothamnus scoparius* Koch.

Fig. 1 et 2 : Coupe transversale effectuée au niveau de l'initium gemmaire (I. g) visible à l'aisselle de la feuille n-3. Sur la figure 2, plus grossie, on reconnaît la *zone en écaille* qui isole cet initium.

Cette coupe, ainsi que celle représentée sur la figure 3 de la planche précédente XXII, ont été effectuées dans des sommets végétatifs de rameaux axillaires bien développés, prélevés en mai et juin sur une plante vigoureuse, et ayant déjà produit, chacun, une vingtaine de feuilles.

(Fig. 1 et 2, Navachine-Hématoxyline).

PLANCHE XXIV : *Sarothamnus scoparius* Koch.

Fig. 1 : Jeune primordium gemmaire structuré, à l'aisselle de la feuille n-7, montrant déjà la zonation caractéristique des points végétatifs : anneau initial, méristème d'attente et méristème médullaire. Coupe longitudinale.

Fig. 2 : Début de fonctionnement du méristème gemmaire. A droite, surrection du premier primordium d'écaille qui entame presque complètement l'anneau initial. La zonation s'est encore affirmée par rapport à la figure précédente. Coupe longitudinale. p. c : pointes de poils coupés.

(Fig. 1 et 2, Test de Brachet).

Fig. 3 : Jeune primordium gemmaire. Ses cellules sont presque complètement dépourvues de tanins, alors que les cellules différenciées, chez la tige comme chez la feuille, en sont remplies. Coupe longitudinale. (Navachine-Hématoxyline).

(Les tanins apparaissent sur cette photographie, et sur les deux suivantes, comme des taches noires plus ou moins importantes à l'intérieur des cellules).

PLANCHE XXV : *Sarothamnus scoparius* Koch.

Fig. 1 et 2 : Jeune bourgeon axillaire végétatif prélevé en novembre. La zonation tend à disparaître. On observe des tanins, très abondants partout sauf dans le point végétatif. Cependant, la figure 2, plus grossie, montre dans les cellules de ce dernier, des petites inclusions de tanins parfaitement reconnaissables. Si l'on compare avec la figure 2 de la planche XXII, qui représente un bourgeon prélevé au mois de mars, il semble qu'au moment de l'approche de l'arrêt annuel de végétation, des tanins apparaissent en petites quantités, à l'intérieur des cellules du point végétatif. Ce dernier est protégé par les écailles qu'il a déjà formées.

Coupe longitudinale. (Navachine-Hématoxyline).

Fig. 3 : Bourgeon axillaire végétatif prélevé en février et ayant repris son développement. Son point végétatif forme de nouvelles feuilles, et montre à nouveau la zonation caractéristique.

Coupe longitudinale. (Test de Brachet).

PLANCHE XXVI : *Sarothamnus scoparius* Koch.

Fig. 1 a et 1 b : Bourgeon axillaire reproducteur prélevé en novembre, peu avant l'arrêt de végétation. Début de la *phase de transition*. Mitoses relativement nombreuses dans l'apex qui s'allonge. La zonation de type végétatif est moins marquée. Coupe longitudinale. (Brasil-Hématoxyline).

Fig. 2 a et 2 b : Bourgeon axillaire reproducteur dont le point végétatif est en *phase de transition*. Initiation sur la droite de l'une des trois formations foliaires réduites, par divisions périclines sous-épidermiques. La zonation de type végétatif tend à disparaître par dédifférenciation de la zone apicale, mais l'anneau initial est encore reconnaissable.

Coupe longitudinale. (Navachine-Hématoxyline).

I. f. r : initium d'une formation foliaire réduite.

PLANCHE XXVII : *Sarothamnus scoparius* Koch.

Fig. 1 : Bourgeon axillaire reproducteur prélevé en novembre. Cette coupe longitudinale passe par l'aisselle de la dernière écaille formée, et montre la présence d'une *zone en écaille de cellules aplaties* importante qui s'est différenciée au contact de la base de l'anneau initial. Les quelques cellules isolées par cette zone deviendront l'initium du *bourgeon axillaire de remplacement*. (Navachine-Hématoxyline).

Ontogénie de la fleur

Fig. 2 : Bourgeon axillaire devenu floral, prélevé en janvier. La fleur terminale est au stade de la surrection des sépales. La zone apicale s'est dédifférenciée et est devenue homogène, donnant naissance au *méristème apical superficiel* uniforme. A droite, à l'aisselle de la dernière écaille, un gros *primordium axillaire de remplacement* (P. ax. r) se développe et commence à se zoner (sa zone apicale se différencie très légèrement). (Navachine-Hématoxyline).

f. r : formation foliaire réduite ; P. S : primordium de sépale.

Fig. 3 : Jeune fleur terminale protégée par les écailles du bourgeon reproducteur, prélevée en novembre et ayant déjà développé ses sépales (S). Initiation des pétales (I. P) et, à l'aisselle des sépales, des étamines épisépales du cycle externe (I. E). En bas, à droite, tout jeune *primordium axillaire de remplacement* ; il est moins développé que celui qui est visible sur la figure 2 de cette même planche ; l'arrêt de la végétation est proche. Coupe longitudinale. (Brasil-Hématoxyline).

b. S : bord d'un sépale.

PLANCHE XXVIII : *Sarothamnus scoparius* Koch.

Ontogénie de la fleur (*suite*)

Fig. 1 : Primordium axillaire de remplacement, déjà visible sur la figure 3 de la planche précédente XXVII à l'aisselle de la dernière écaille. Ici, plus grossi, il se montre encore peu développé et indifférencié. La *zone en écaille* a disparu. (Brasil-Hématoxyline).

Fig. 2 : Fleur plus âgée que celle représentée planche XXVII, figure 3, prélevée en mars. Les primordiums des étamines du cycle externe (P. E) se développent à l'intérieur des sépales latéraux par lesquels passe le plan de coupe. Au centre, le méristème apical superficiel s'est transformé en méristème pistillaire (m. P) qui donnera naissance au carpelle unique. En bas, à droite, le *bourgeon axillaire de remplacement* (b. r), à l'aisselle de la dernière écaille a déjà produit ses premières feuilles.

Fig. 3 : Fleur encore plus âgée, prélevée en janvier. La coupe passe par les deux pétales latéraux (P) et montre les étamines du cycle interne (E) bien développées ainsi que le méristème pistillaire.

b. S : bord d'un sépale.

En bas à gauche, à l'aisselle de la dernière écaille, le *bourgeon axillaire de remplacement* est structuré (on y reconnaît un anneau initial et un méristème d'attente) et initie seulement ses premières feuilles. Il est moins développé que celui qui est visible sur la figure 2 de cette même planche, bien que la fleur soit ici, au contraire, à un stade plus avancé ; cette dernière avait dû commencer son évolution avant le repos hivernal (cf. figures 2 et 3 de la planche XXVII).

(Fig. 2 et 3, coupes longitudinales, Navachine-Hématoxyline).

PLANCHE XXIX : *Sarothamnus scoparius* Koch.

Fig. 1 : a) Coupe longitudinale d'un bourgeon reproducteur qui n'est pas axiale pour la fleur, mais l'est pour l'initium gemmaire de remplacement (I. g. r) visible en bas à gauche, à l'aisselle de la dernière écaille. Une *zone en écaille* a isolé un îlot de cellules, alors que la fleur terminale préparait la surrection de ses sépales. (Brasil-Hématoxyline).

b) Initium gemmaire de remplacement plus grossi, à l'aisselle de la dernière écaille formée, mettant en évidence la *zone en écaille* encore présente.

Fig. 2 : Développement de deux rameaux à l'aisselle d'une même feuille. On semble être en présence de rameaux issus de bourgeons axillaires multiples. En réalité, le rameau de gauche est un *rameau axillaire de remplacement* (r. ax. r) qui s'est développé à l'aisselle de la dernière écaille du bourgeon axillaire végétatif unique, à partir duquel s'est construit le rameau axillaire de droite (r).

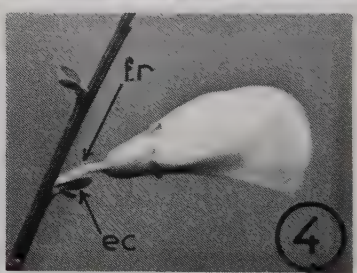
Fig. 3 : Développement de deux rameaux à l'aisselle d'une même feuille dont on ne voit plus que la cicatrice d'insertion (c. i. f) et le segment foliaire correspondant (s. f). Les deux rameaux sont entourés à leur base par les cicatrices d'insertion des écailles (c. ec) du bourgeon axillaire unique de la feuille considérée (à droite, la dernière écaille non encore tombée est toujours visible). Le rameau de droite, qui est un *rameau axillaire de remplacement*, s'est developpé à l'aisselle de la dernière écaille encore présente du bourgeon axillaire végétatif unique à partir duquel s'est construit le rameau axillaire (r).

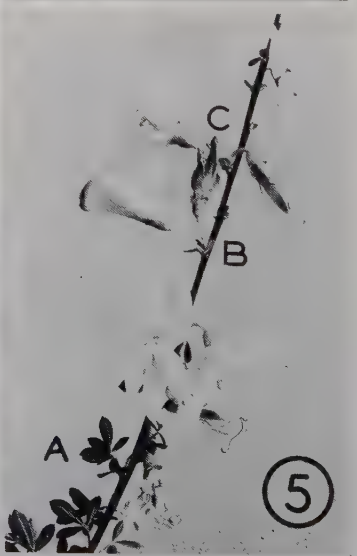
10 cm
1
5cm
2
5cm
3

1

C
fr
B
ec
A
3

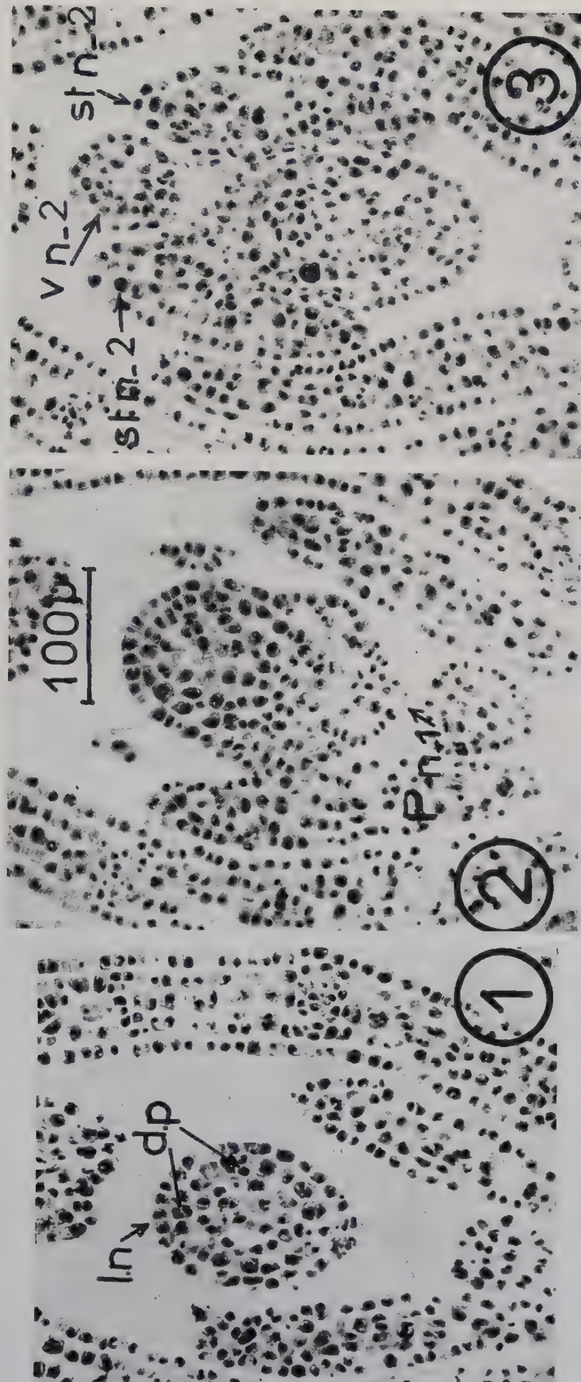
2

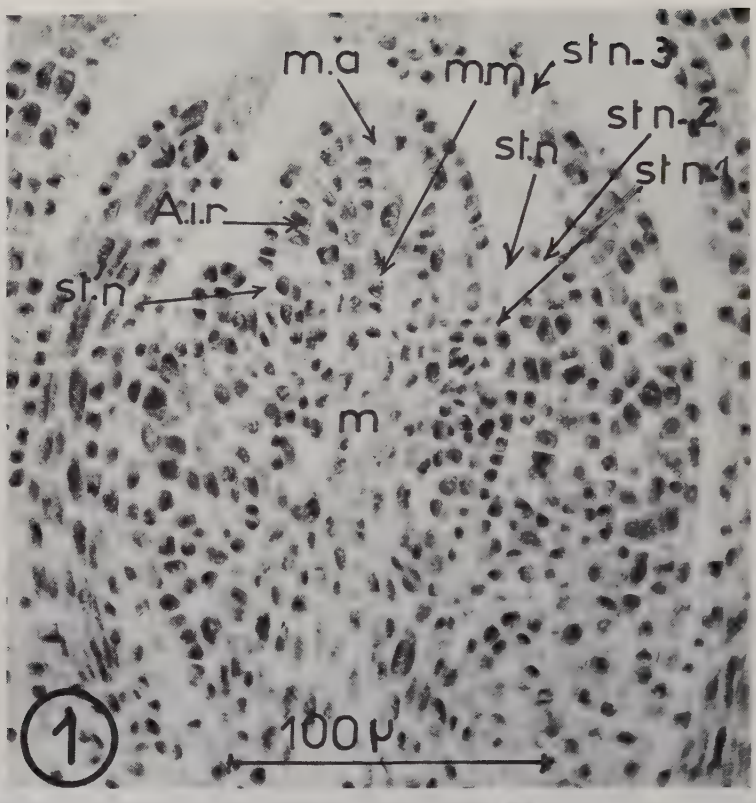

fr
ec
4

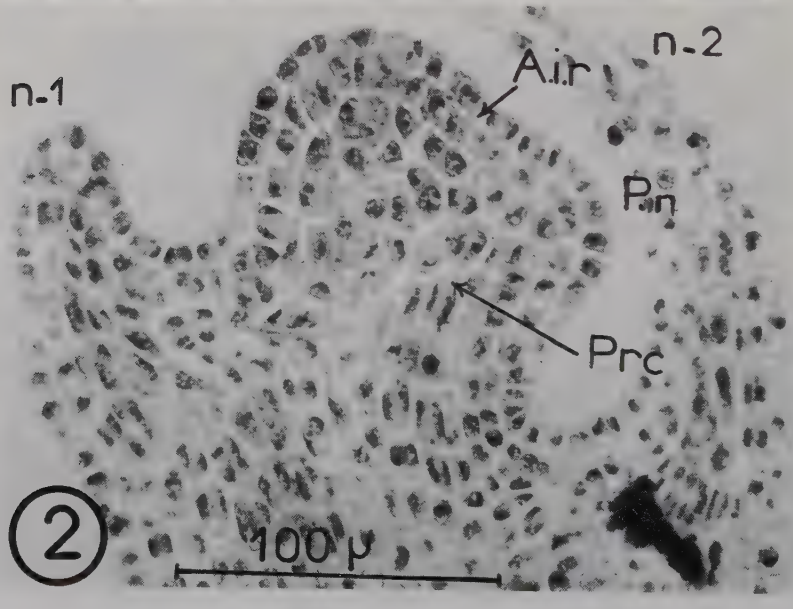

C
B
A
5

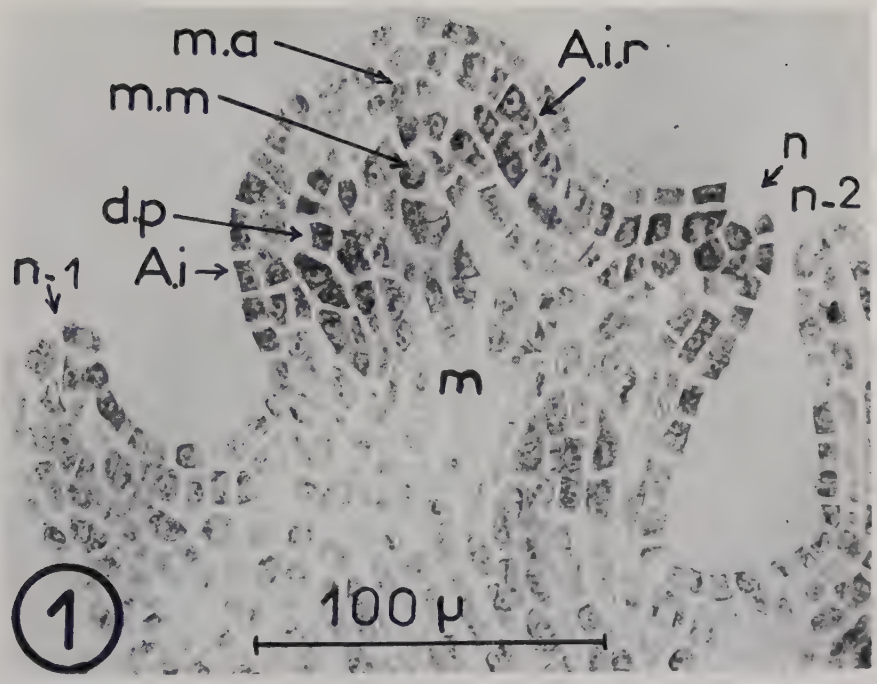
st
f1
2cm
f
f.f.r
1
4cm
st
v
f
f.f.r
2
st
v
3

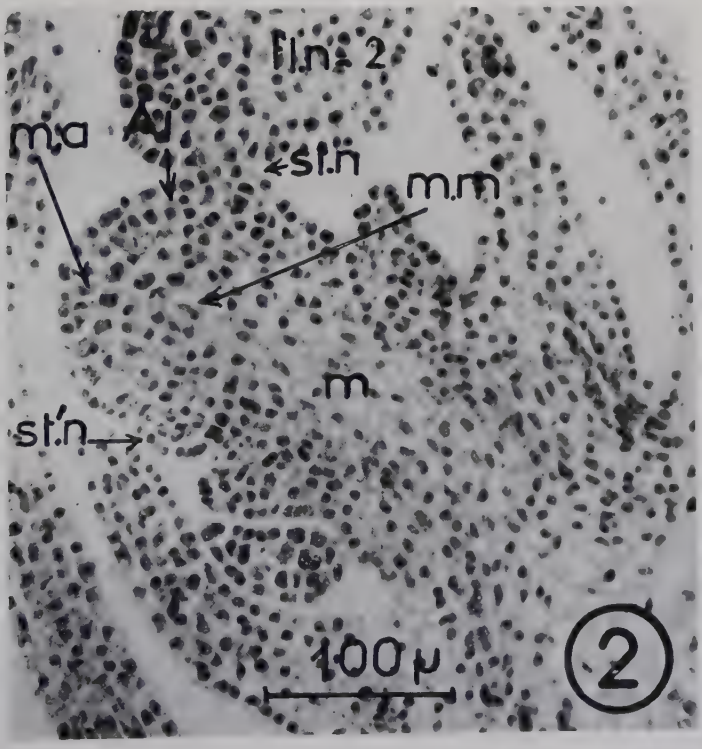
fl
st
b.ax
v
a.p
1
ar
b.ax
4cm
2
fl
st
v
ar
3

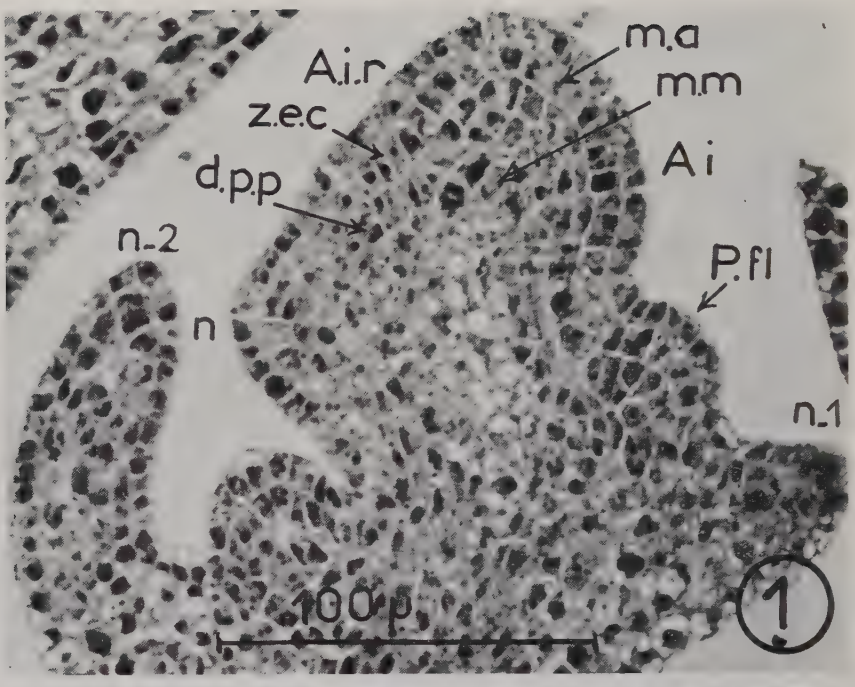

st n_2
v n_2
st n_2
3
100μ
P n 11
2
dp
ln
1

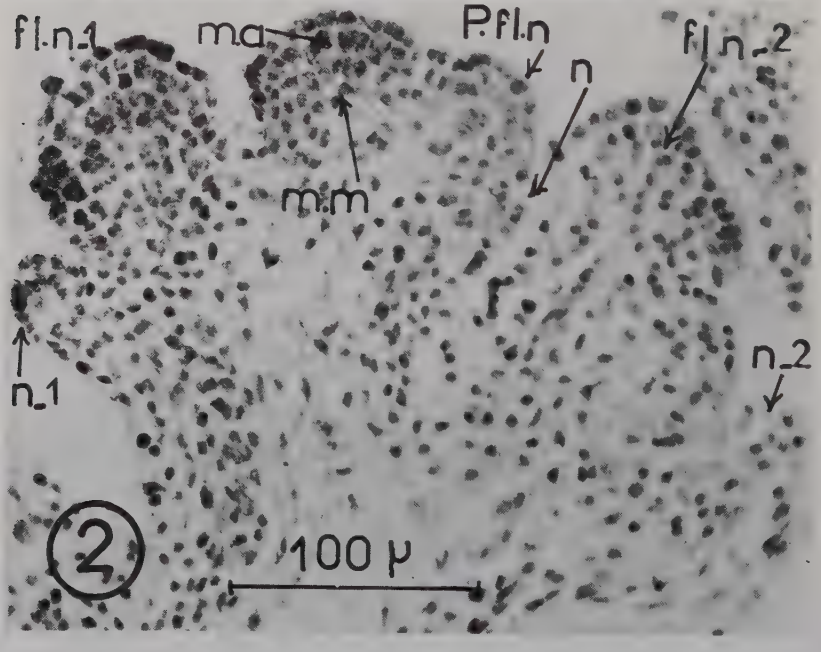

m.a
mm
st n-3
st n-2
st n-1
st.n
A.i.r
st.n
m
1
100 μ

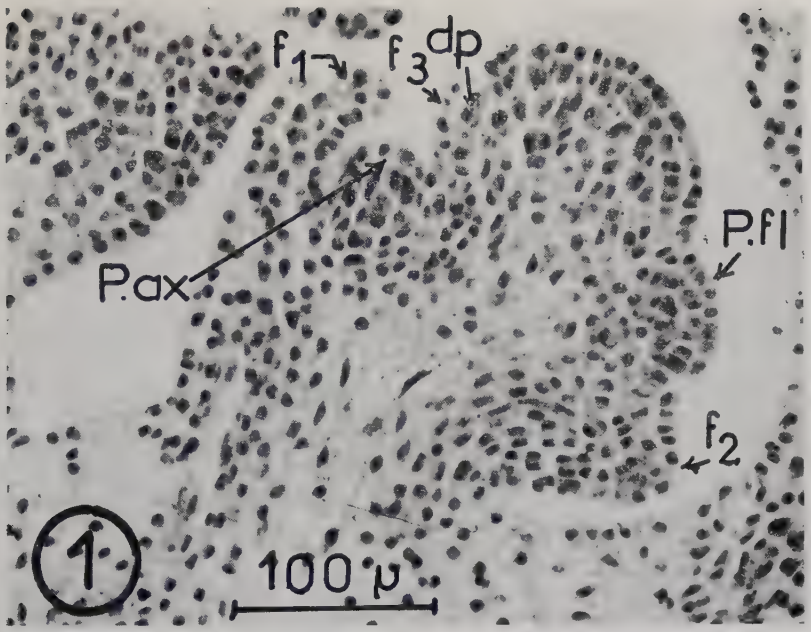

n-1
A.i.r
n-2
P.n
Prc
2
100 μ

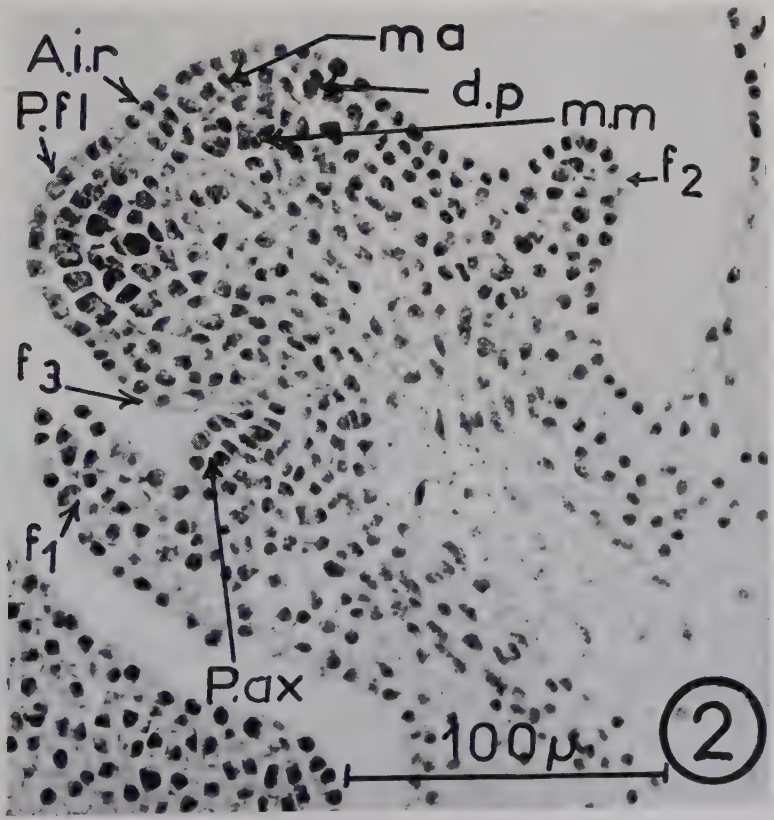

m.a
A.i.r
m.m
n
n-2
d.p
n-1
A.i
m
1
100 µ

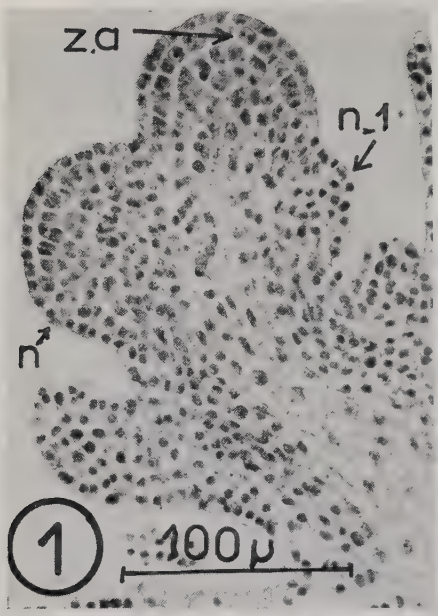

II.n-2
m.a
A.i
st.n
m.m
m
st.n
100 µ
2

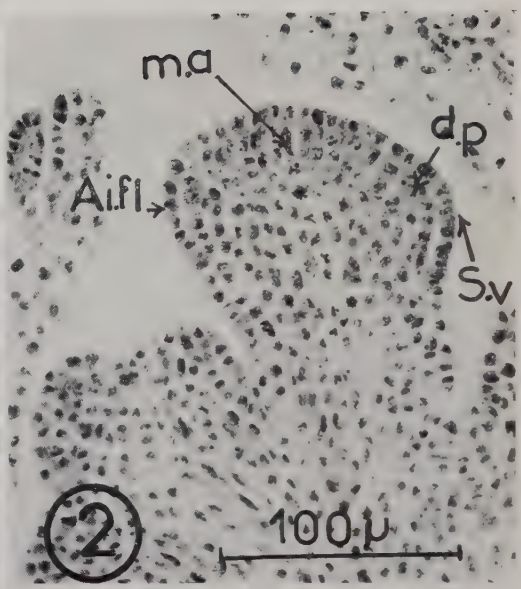

m.a
A.i.r
m.m
z.e.c
A i
d.p.p
n_2
P.fl
n
n_1
100 µ
1

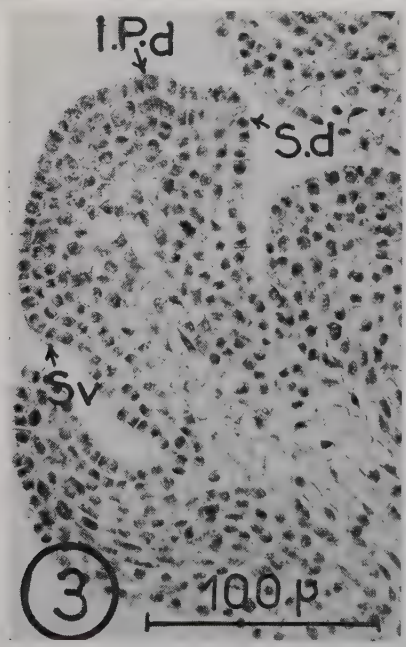

fl.n_1
m.a
P.fl.n
n
fl.n_2
m.m
n_1
n_2
2
100 µ

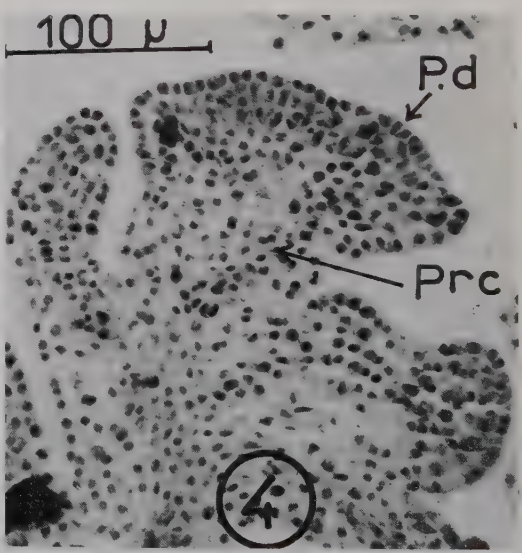

f1
f3
dp
P.fl
P.ax
f2
1
100 µ

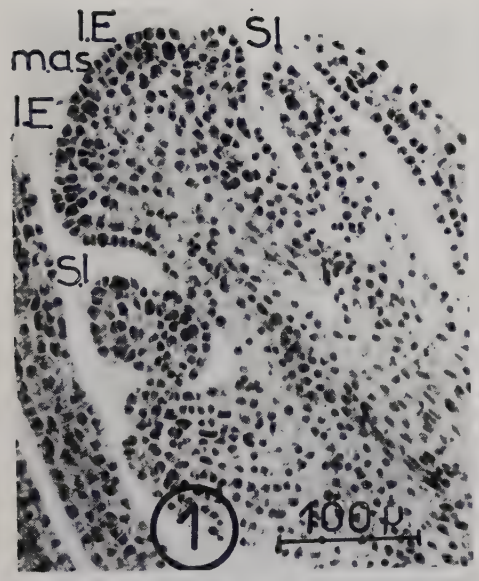

A.i.r
m a
P.fl
d.p
m.m
f2
f3
f1
P.ax
100 µ
2


z.a
n.1
n
1
100 µ

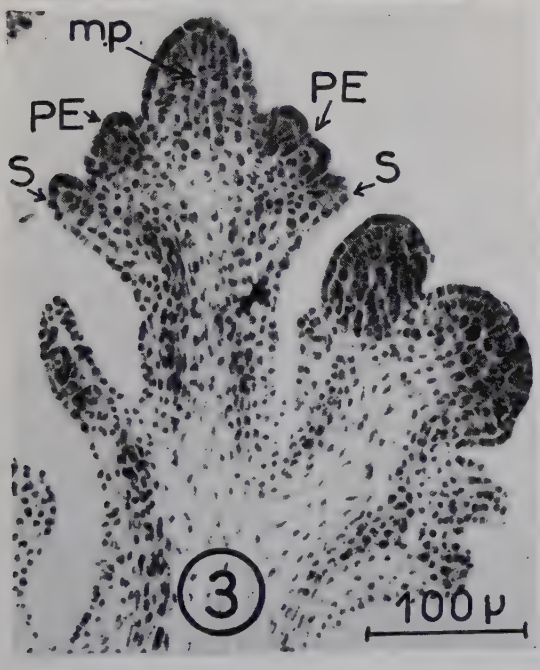

m.a
d.p
A.i.f.l
S.v
2
100 µ

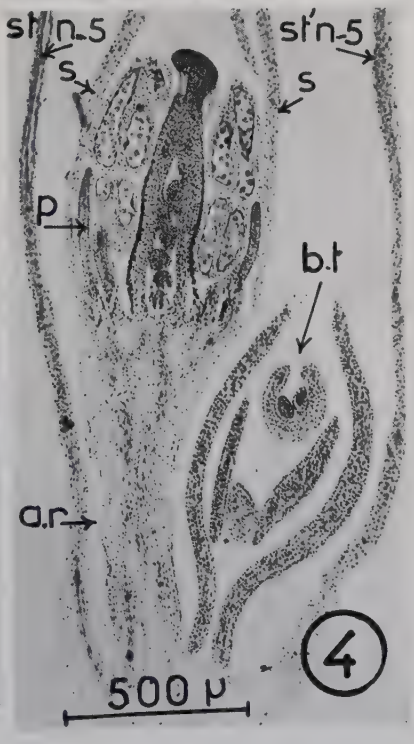

l.P.d
S.d
S.v
3
100 µ

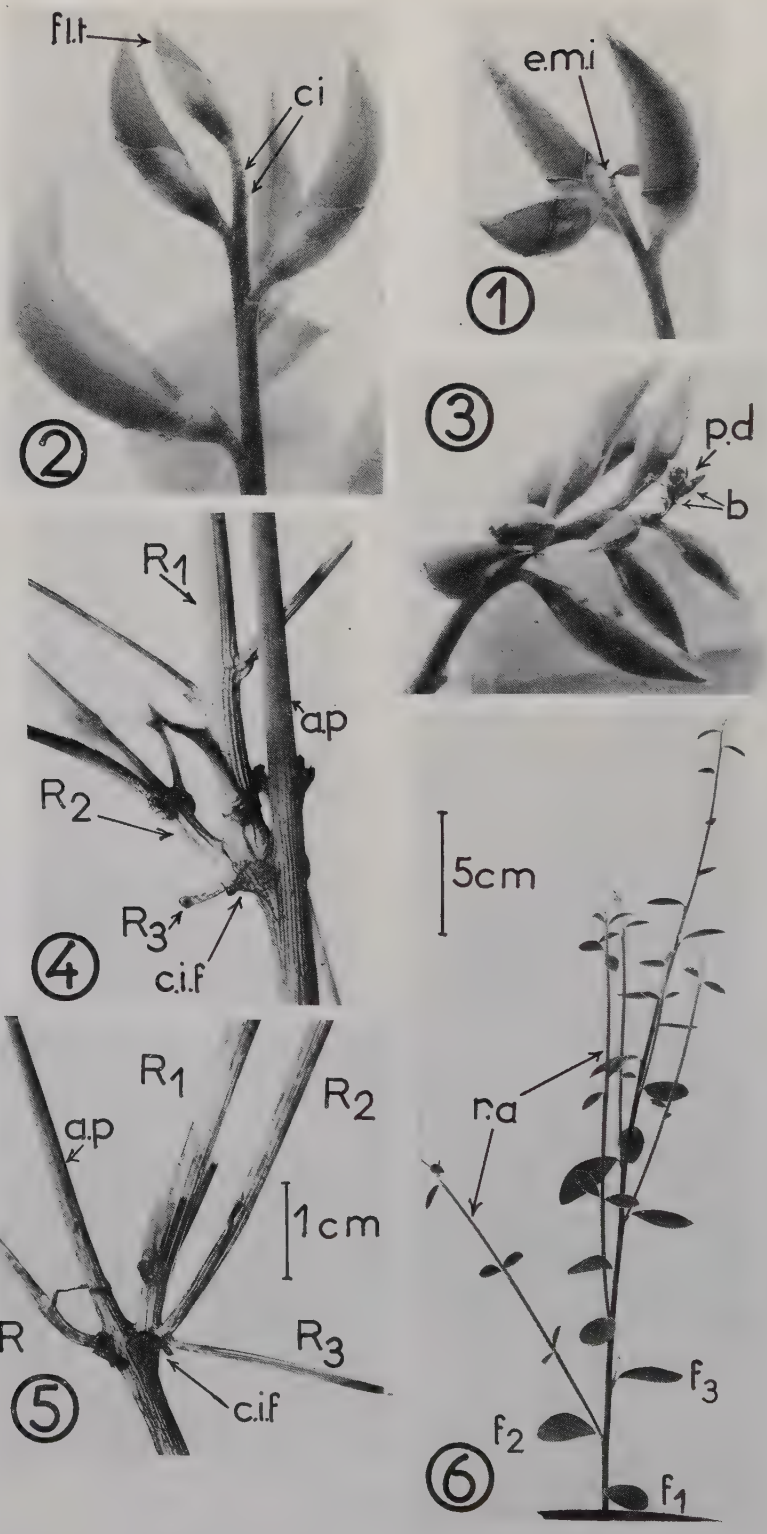

100 µ
P.d
Prc
4

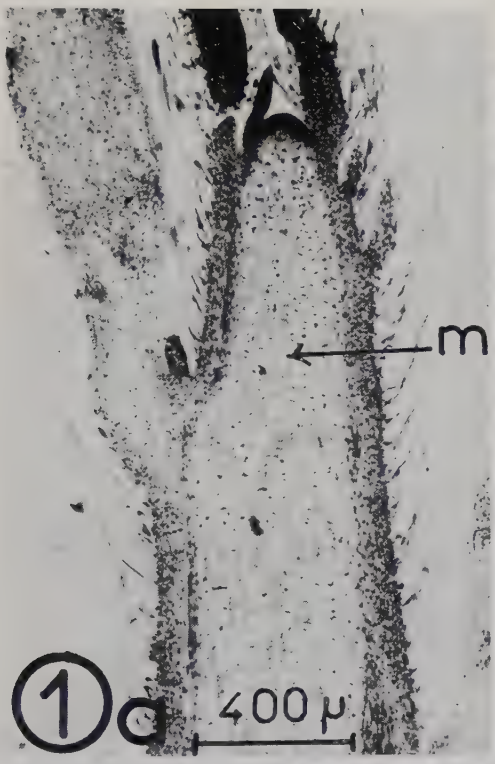

l.E
S.l
mas
l.E
S.l
1
100 µ

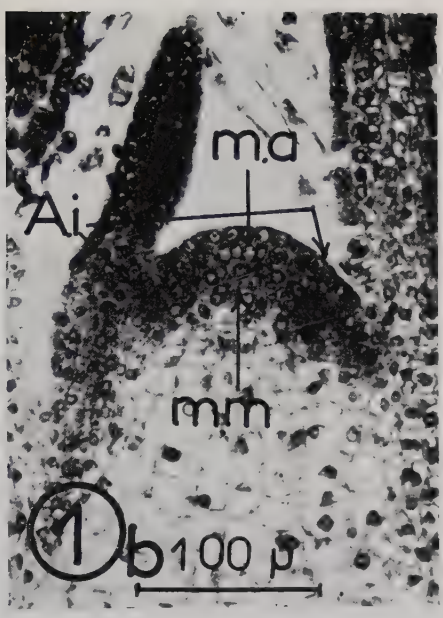
S.l
P.E
mas
P.E
S.l
2
100 µ

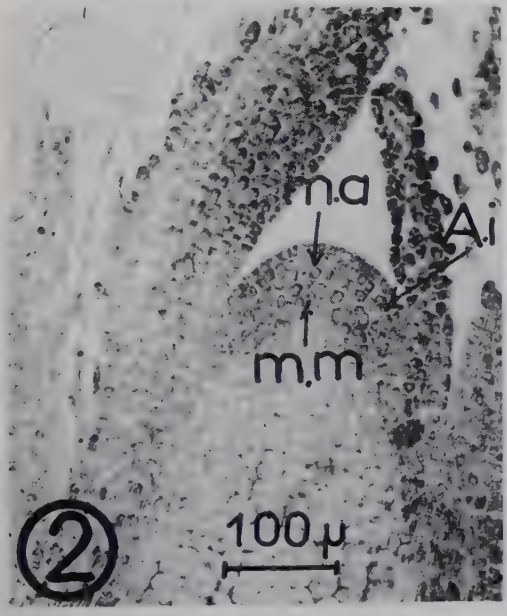

m.p
P.E
P.E
S
S
3
100 µ


st n.5
st n.5
s
s
p
b.l
a.r
500 µ
4

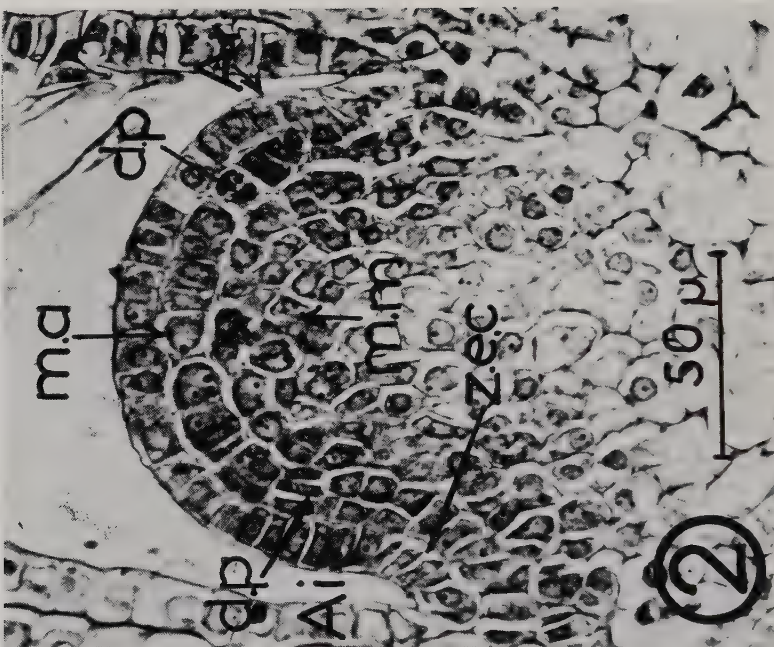

f.l.t
ci
②
e.m.i
①
③
p.d
b
R1
a.p
R2
R3
c.i.f
④
5cm
R1
R2
a.p
1cm
R
R3
c.i.f
⑤
n.a
f3
f2
f1
⑥

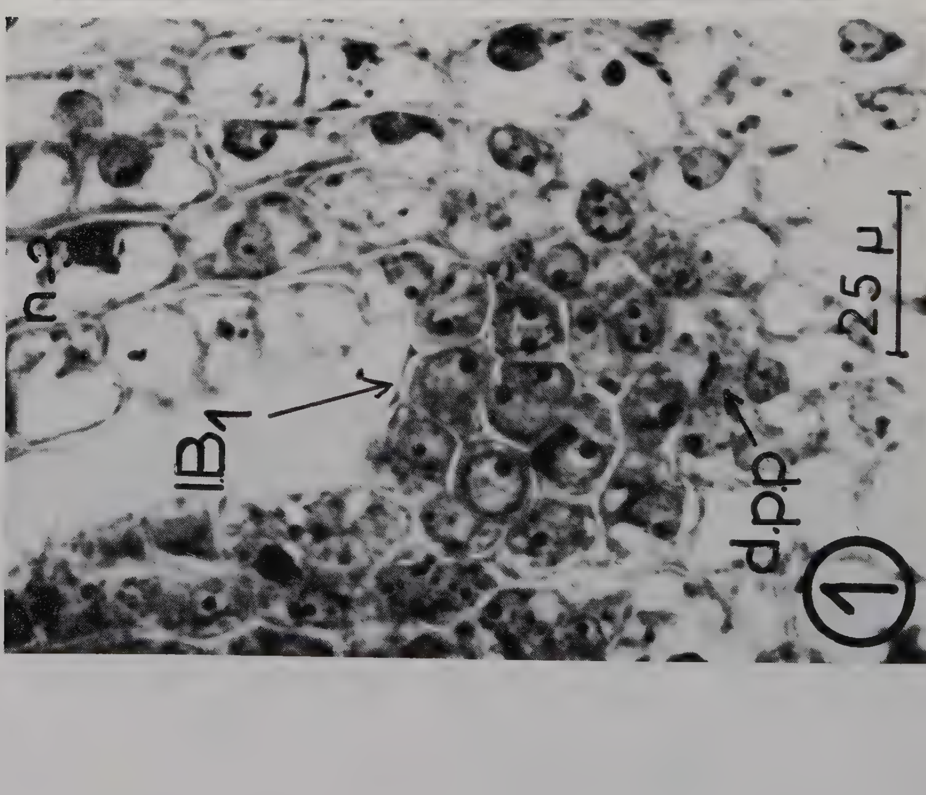

m
1a
400 µ


m.a
Ai
m.m
1b
100 µ


m.a
Ai
m.m
2
100 µ

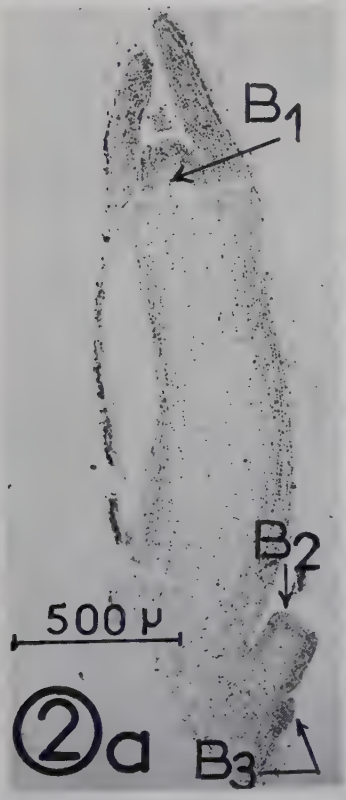
s.f.n
400 µ
3

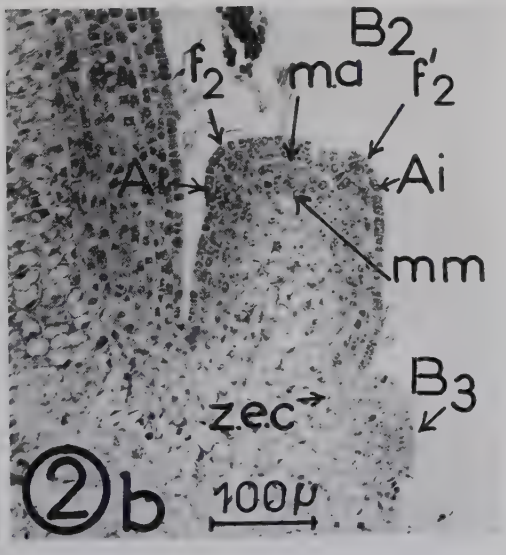

dp
m.a
m.m
dp
Ai
z.ec
50 µ
2

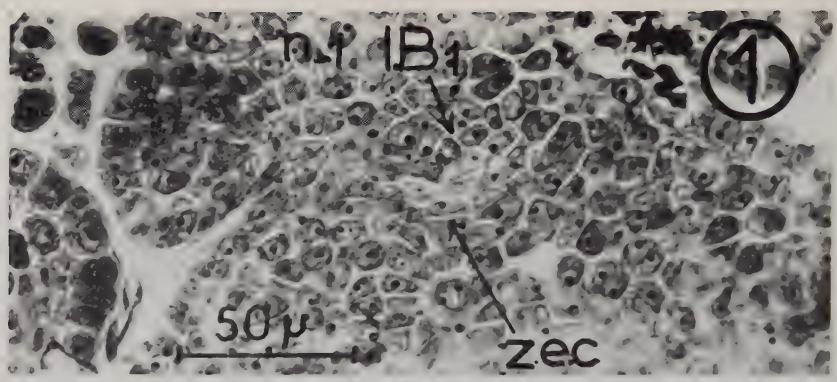

n.3
IB1
d.pp
25 µ
1

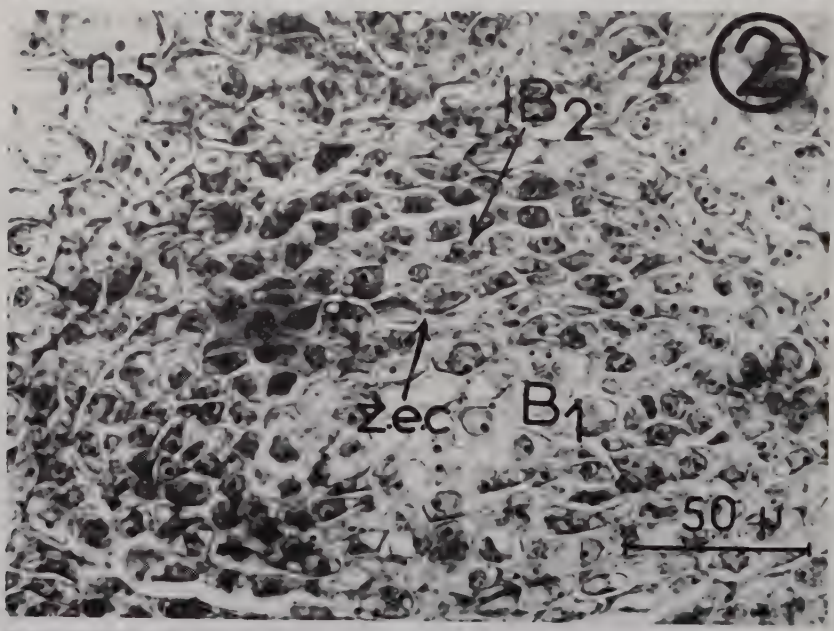
zec
da
icm
1
50 µ

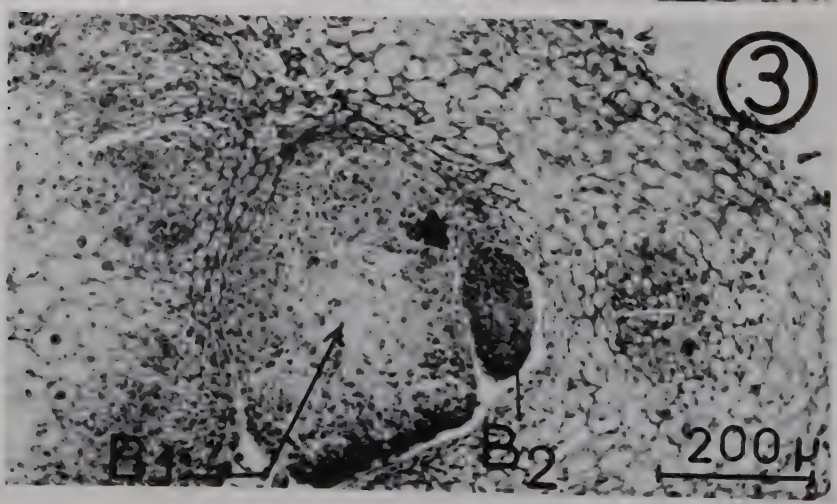
400 µ
B1
B2
3
B3

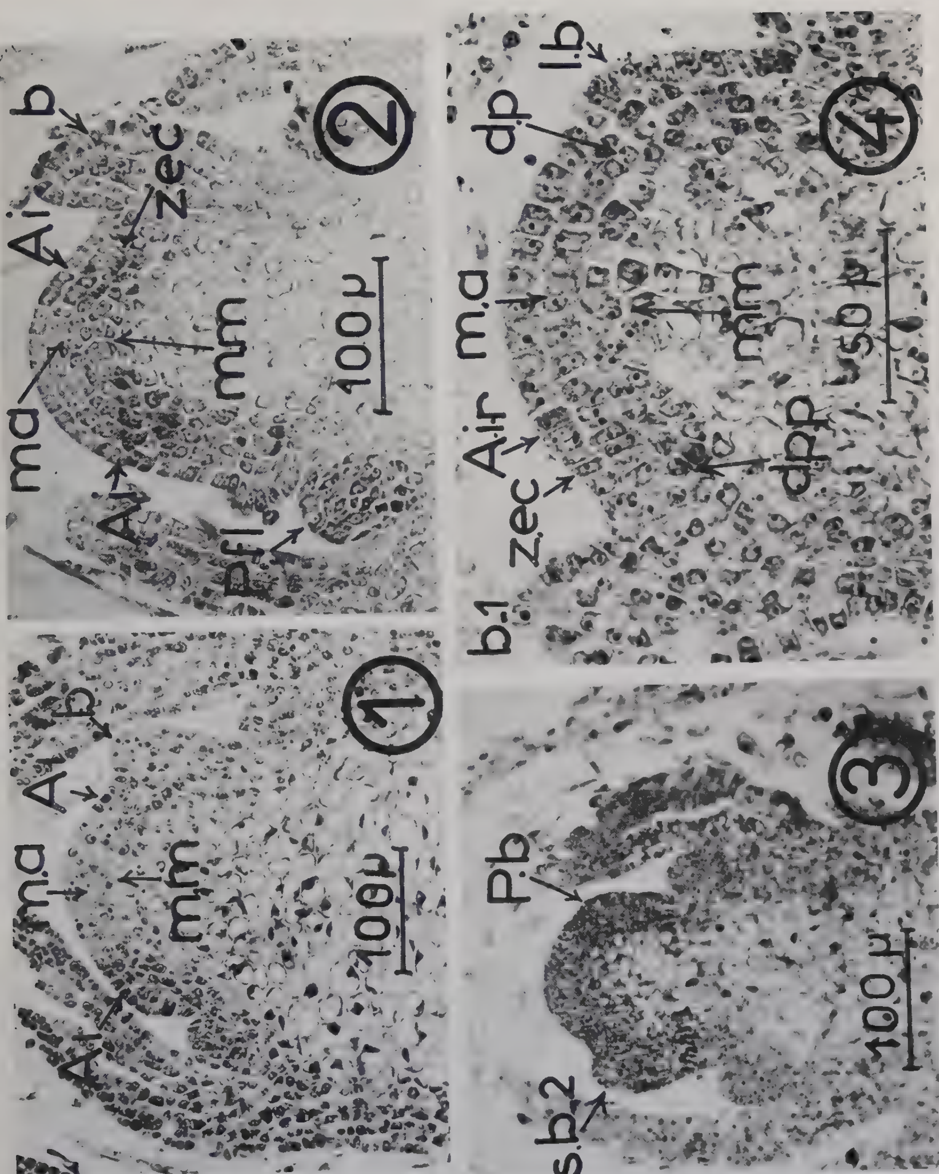

B1
B2
500 µ
2a
B3

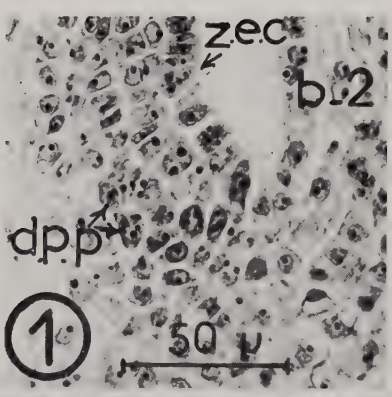

B2
f2
ma
f'2
Ai
Ai
mm
B3
zec
2b
100µ


n.1
IB_1
1
50 μ
zec

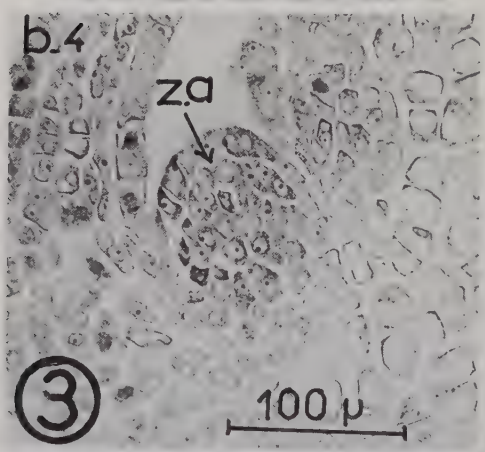

n.5
IB_2
2
zec
B_1
50 μ

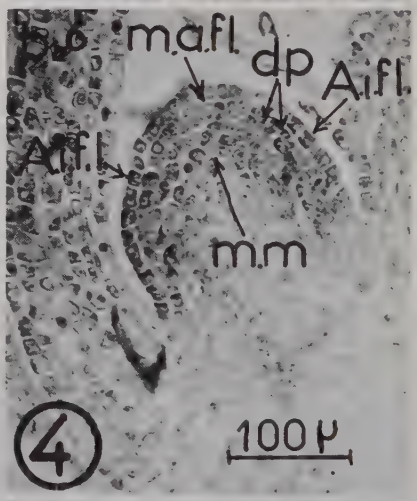

3
B_1
B_2
200 μ

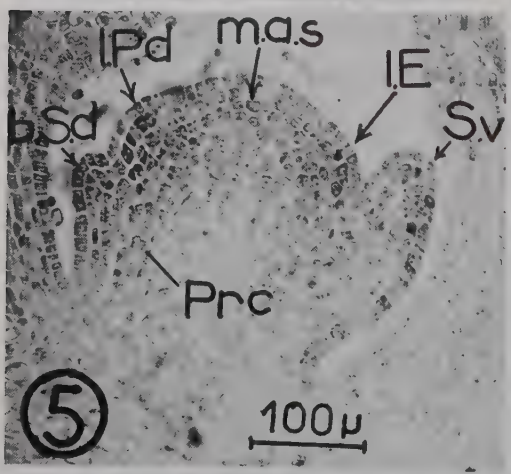

1
ma
Ai
b
mm
100μ
2
zec
Pfl
3
Pb
sb2
100μ
4
dp
lb
m.a
Air
mm
dpp
50μ
b1

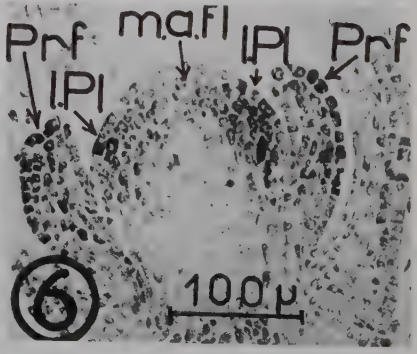

z.e.c
b.2
d.p.p
1
50 µ

z.e.c
b.3
2
50 µ

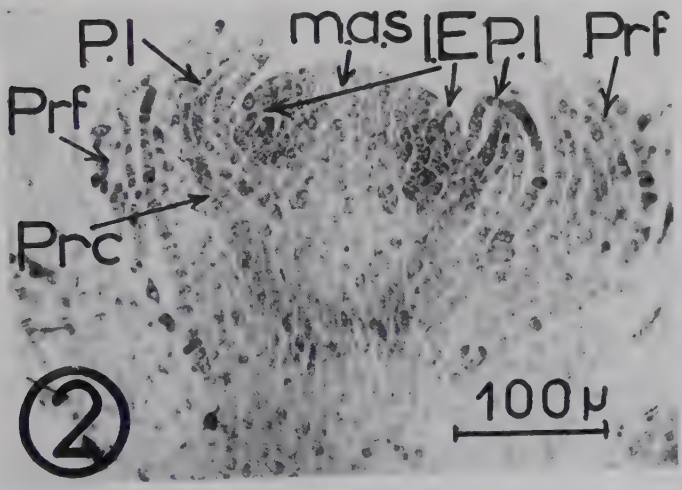

b.4
z.a
3
100 µ


b.6
m.a.fl
d.p
A.f.l
A.f.l
m.m
4
100 µ

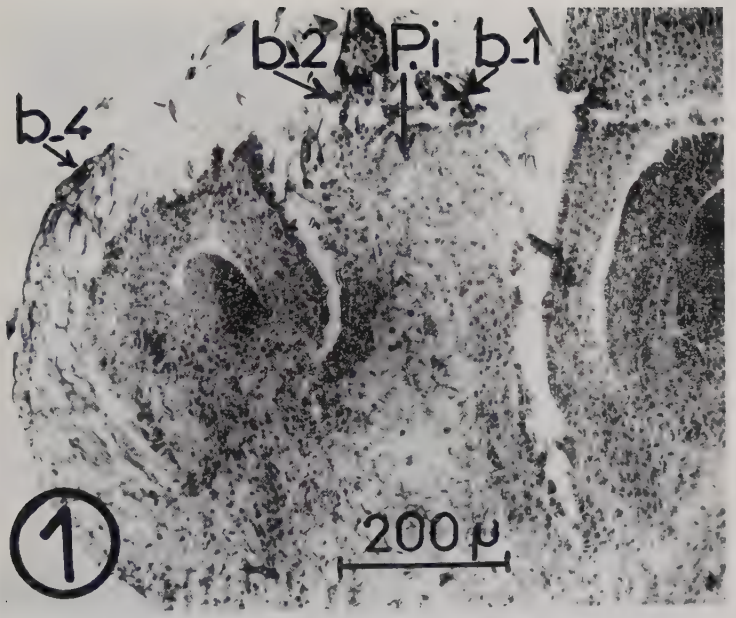

l.P.d
m.a.s
l.E
S.v
b.S.d
Prc
5
100 µ

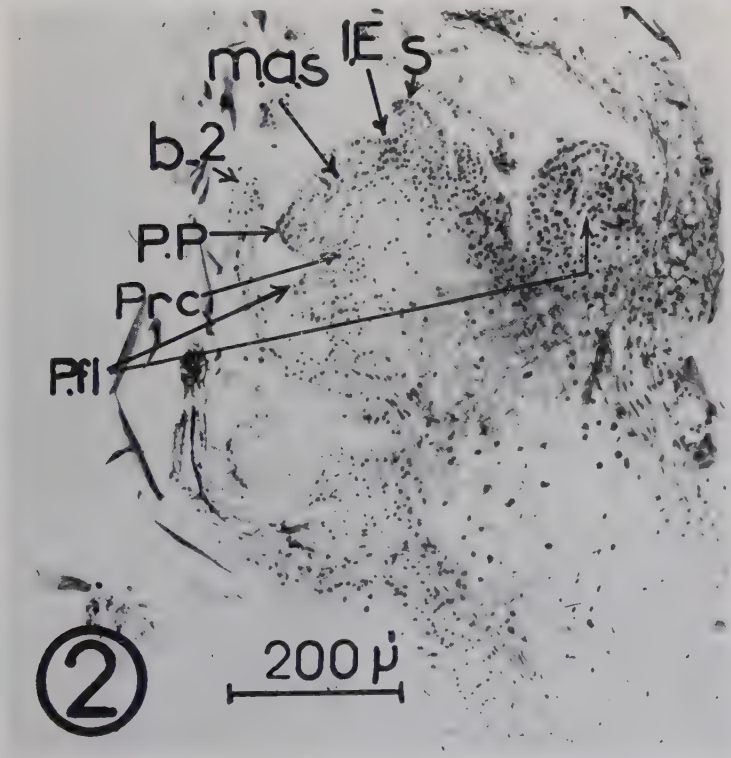

Prf
m.a.fl
l.P.l
Prf
l.P.l
6
100 µ

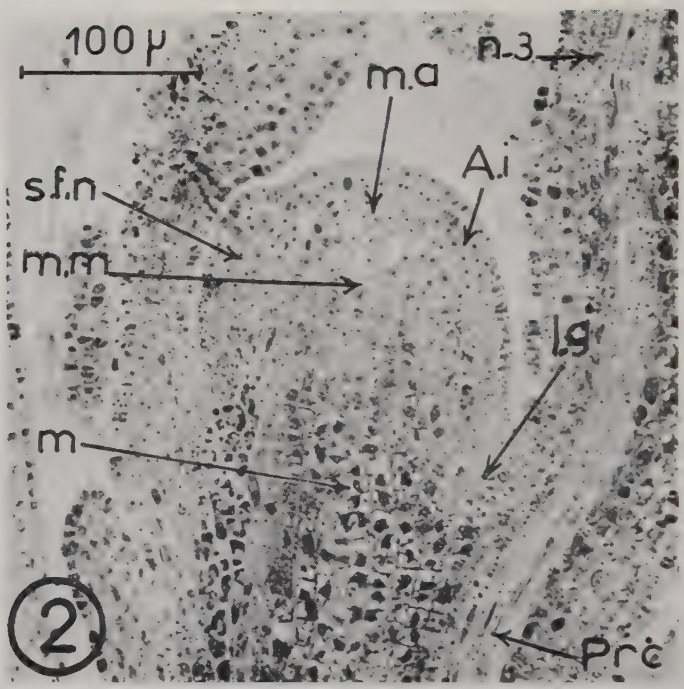
m.a.s
l.E
S.v
P.P.d
100 µ
1

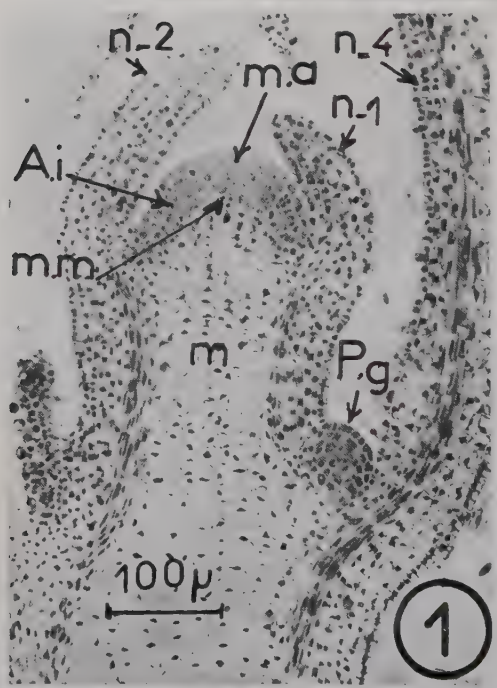

P.I
m.a.s
l.E
P.I
Prf
Prf
Prc
100 µ
2

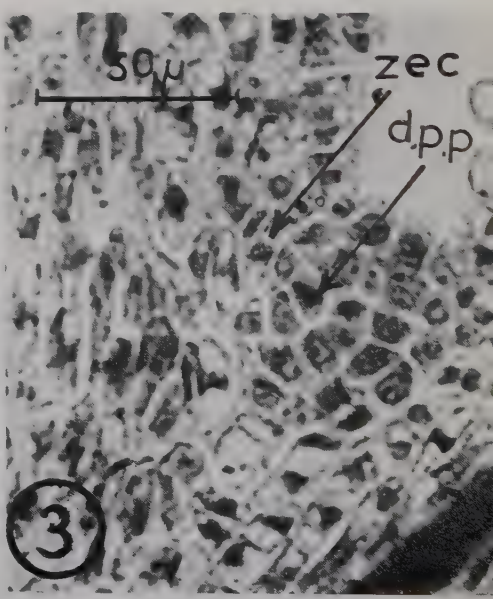
100 µ
P.v
S.l
P.v
S.l
Prf
Pl
Pl
Sd
Pd
S.d
Prf
1
Sv
m.a.s
P.E
Pd
b.Sd
2
100 µ
S.d
m.p
S.l
P.E
P.E
3
100 µ

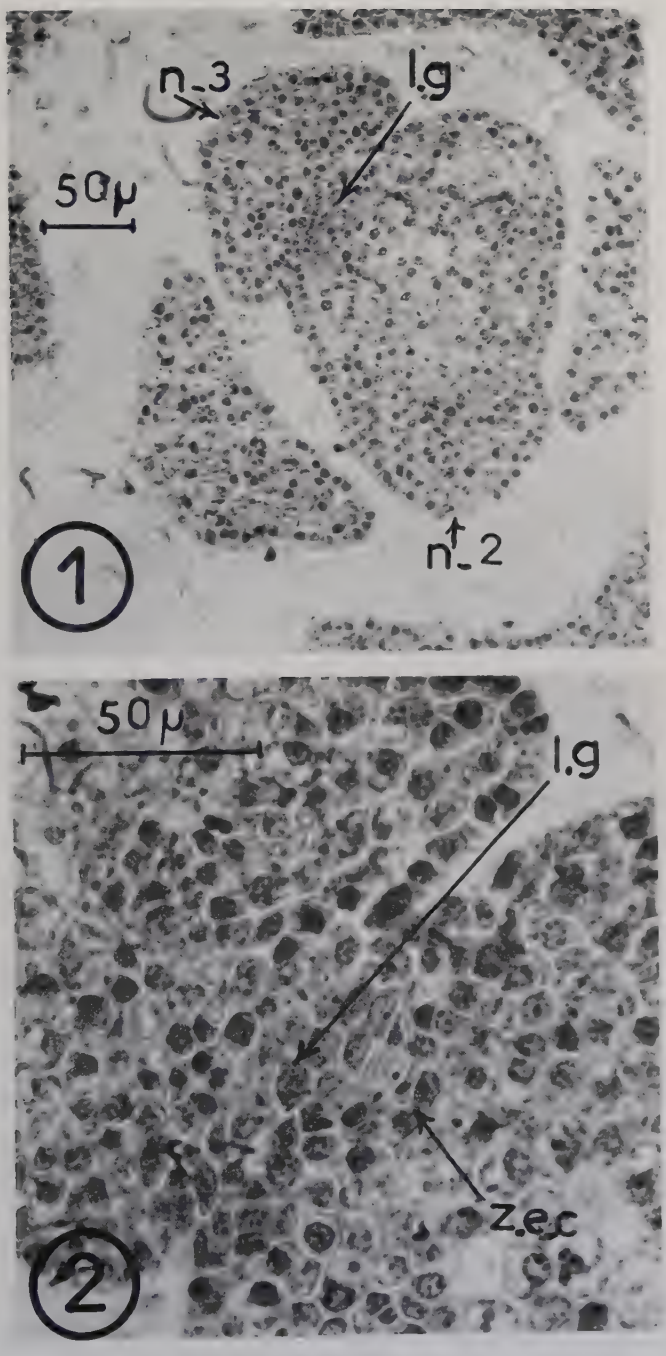

b.2
P.i
b.1
b.4
200 µ
1

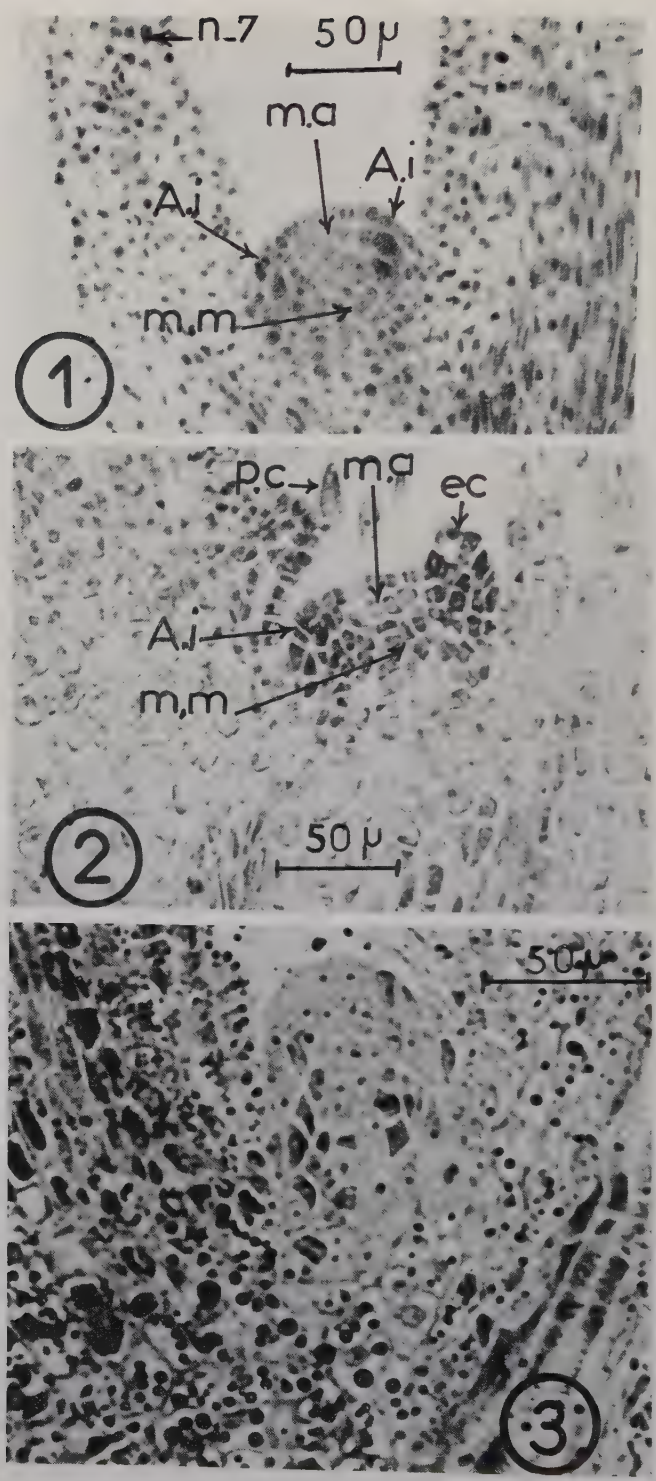

mas
lE
s
b.2
P.P
Prc
Pfl
200 µ
2

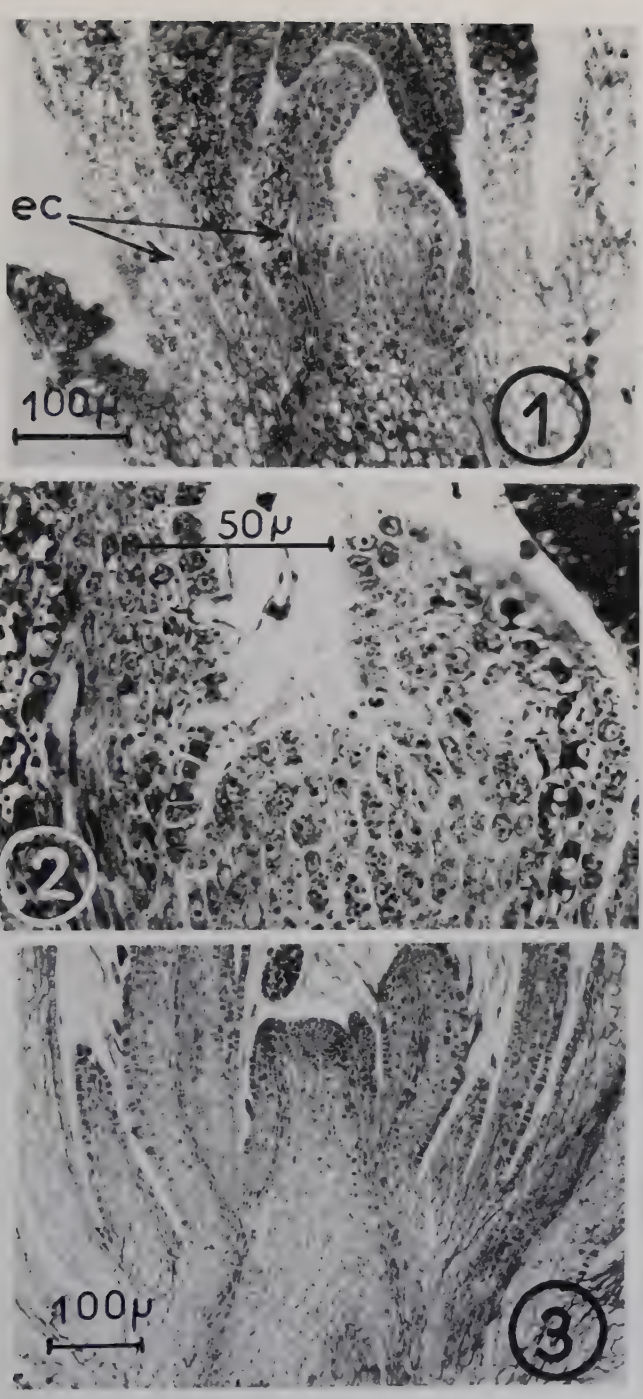

100 µ
n-3
m.a
A.i
s.f.n
m.m
l.g
m
2
Pr.c


n-2
m.a
n-4
n-1
A.i
m.m
m
P.g
100 µ
1


50 µ
zec
d.p.p
3

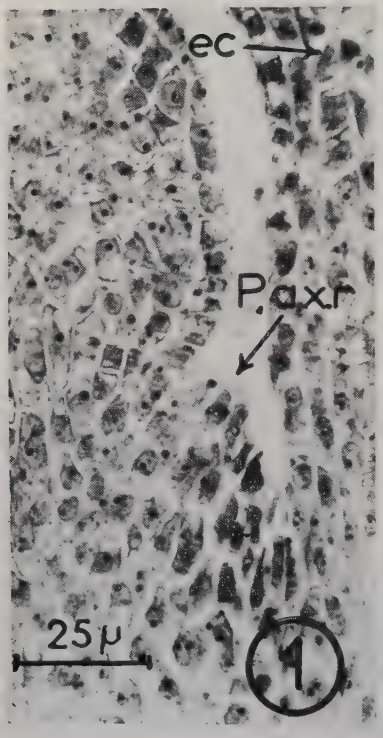

n_3
l.g
50µ
n_2
1
50µ
l.g
z.e.c
2

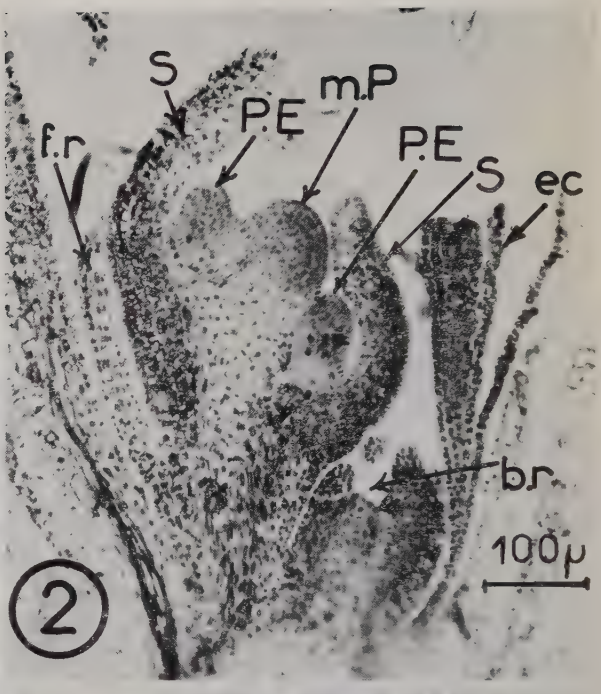

n.7
50 µ
m.a
A.i
A.i
m.m
1
p.c
m.a
ec
A.i
m.m
2
50 µ
50 µ
3


ec
100µ
1
50µ
2
100µ
3

ec
100 μ
1a
ec
50 μ
1b
100 μ
Ai
l.f.r.
2a
Ai
l.f.r.
50 μ
2b

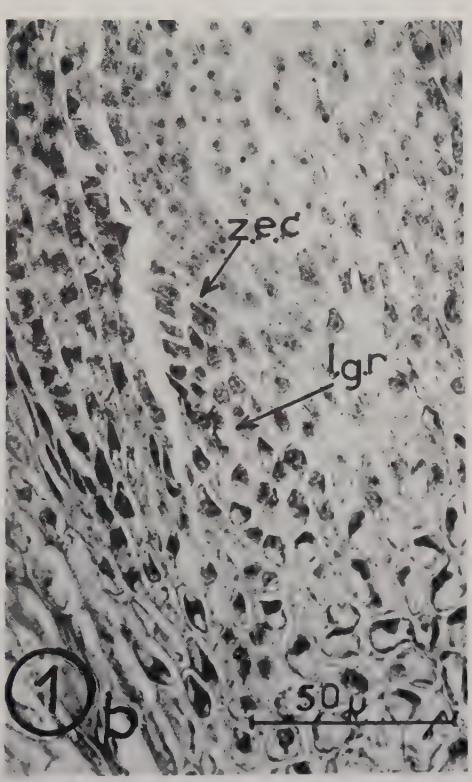
1
eg
zec
50 µ
2
mas
P.S
f.r
P.ax.r
100 µ
3
S.I.E
mas
I.P
bS
P.ax.r
f.r
100µ


ec
P.a.x.r
25 µ
1

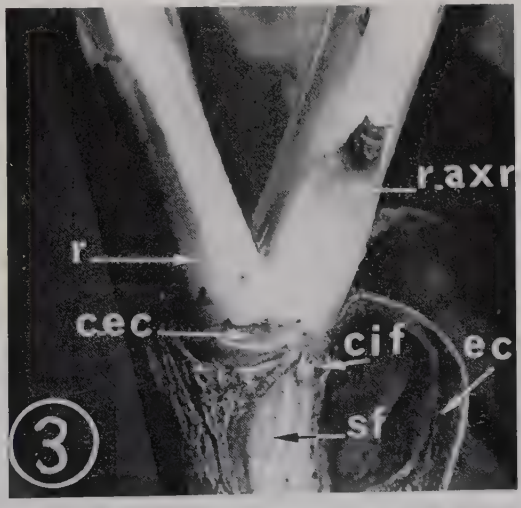

S
P.E
m.P
f.r
P.E
S
ec
b.r
100µ
2

ec
m.P
E
E
P
P
b.S
b.S
b.r
m.a
A.l
100µ
3

ec
zec
lgr
100µ
1a


zec
lgr
1b
50µ

raxr
r
2


raxr
r
cec
cif
ec
sf
3

DEUXIÈME THESE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Différenciation vasculaire chez les végétaux et aspects infrastructuraux de l'évolution cytologique du xylème

Vu et approuvé :
Paris, le 16 Juillet 1968
Le Doyen de la Faculté des Sciences de Paris,
Marc ZAMANSKY

Vu et permis d'imprimer :
Le Recteur de l'Académie de Paris,
Jean ROCHE